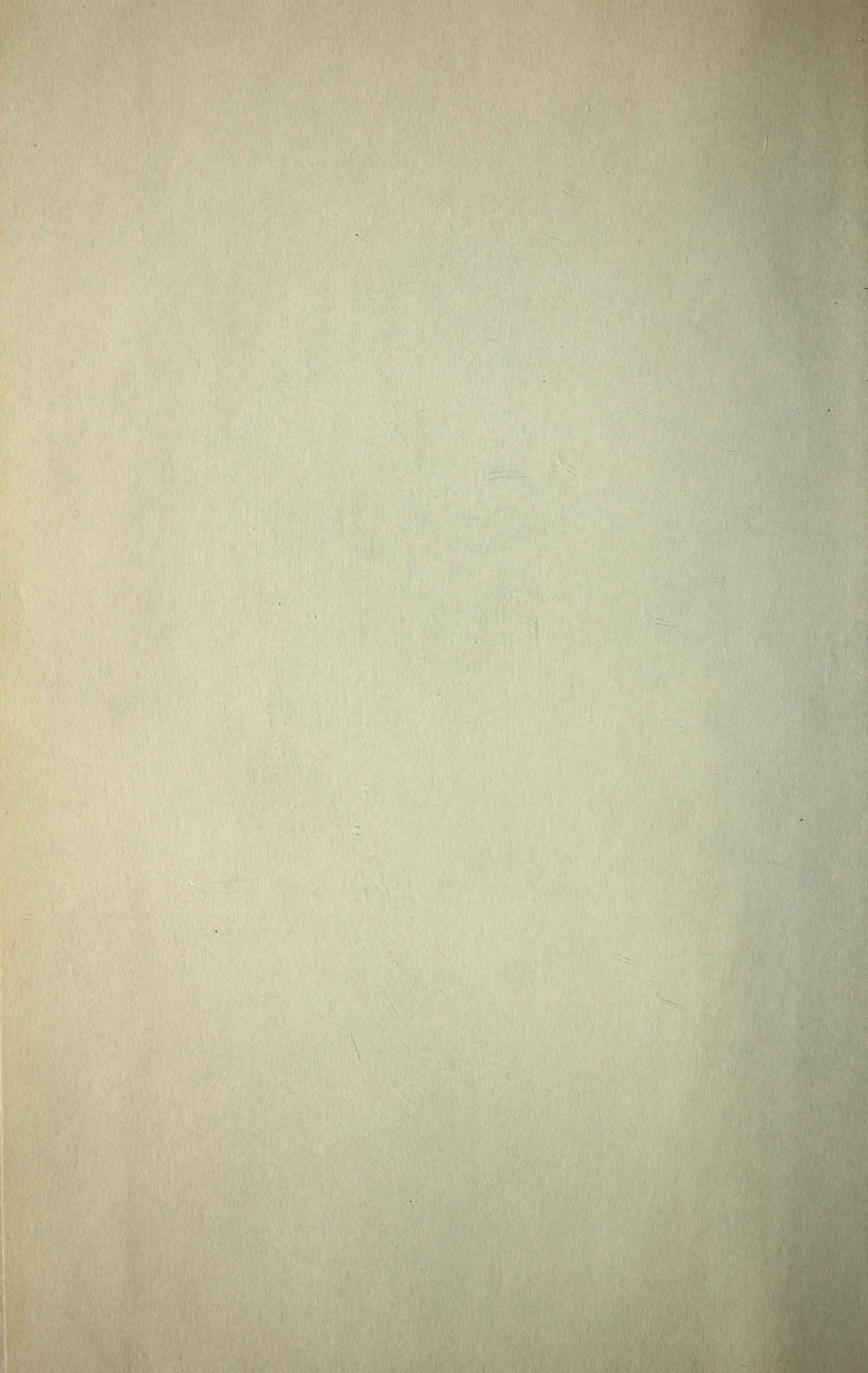












Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg Professor a. d. Universität zu Göttingen

Einundsiebzigster Band

Mit 35 Tafeln und 74 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.



Inhalt des einundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 14. März 1902.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 29. März 1902.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 15. April 1902.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 6. Juni 1902.

Über die Entwicklung der Amniotenniere.

Von

K. E. Schreiner
aus Christiania.

(Aus dem anatomischen Institut der deutschen Universität Prag.)

Mit Tafel I—VIII und 34 Figuren im Text.

Einleitung.

Die ersten Untersuchungen über die Entwicklung der Niere, welche aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts stammen und mit der damals noch mangelhaften Technik ausgeführt wurden, sind, wie man erwarten konnte, recht lückenhaft und unverlässlich.

Nach Untersuchungen, die von Rathke (XLIV, 1832—33) angestellt wurden, soll von den zwischen den Urnieren und der Rückenwand sich befindlichen Blutgefäßen ein »Blastema« ausgeschieden werden, in dem die Entwicklung der Niere vor sich gehen sollte. Später komme es zur Entwicklung des Harnleiters, der allmählich der Harnblase entgegenwachse. Diese Ansicht wurde im Wesentlichen auch von Valentin (LVIII, 1835) und Reichert (XLVI, 1840) vertreten.

Die erste genauere mikroskopische Untersuchung lieferte Remak (XLVII, 1855). Nach ihm entsteht die Niere der höheren Wirbelthiere als eine Ausbuchtung der Kloakenwand. Die weitere Entwicklung stimmt mit derjenigen der Lungen überein. Die epitheliale Ausbuchtung wächst weiter und verästelt sich stark. Auf diese Weise entstehen die Harnkanälchen.

Colberg (VII, 1863) schließt sich Remak an und meint durch seine Untersuchungen an menschlichen Embryonen beweisen zu können, dass die kolbig angeschwollenen Enden der Nierenkanälchen die Gefäßknäuel aufnehmen.

Ähnlich schildert Kölliker (XXVIII, 1861) den Vorgang. Aus der ursprünglich hohlen Ausbuchtung der hinteren Wand der Harn-

blase entsteht der Harnleiter. Durch mehrfach stattfindende Ausbuchtungen seiner Wandung kommt es zur Anlage der Nierenkelche. Hierauf wächst das Organ nach Analogie der traubenförmigen Drüsen weiter, d. h. es bilden sich vom Epithel der Kelche aus solide Zellsprossen, welche, rasch wuchernd und sich verästelnd, bald eine Rindenschicht um die Kelche erzeugen und später in Läppchen sich gruppiren. Diese Anlagen der Harnkanälchen werden von den Kelchen aus hohl, während die kolbig verdickten Enden dieser zu den Glomeruluskapseln sich umwandeln.

Im Jahre 1865 erschien eine Arbeit von Kupffer (XXXI), welche für alle folgenden Untersuchungen eine große Bedeutung gewonnen hat.

Kupffer fand, dass bei Schafembryonen das bleibende Harnsystem zuerst als eine blindsackförmige Ausstülpung der Rückenwand des Wolff'schen Ganges sich entwickle, und nicht aus der Kloakenwand hervorgehe, wie frühere Forscher gemeint hatten. Diese Ausstülpung bezeichnete er als den »Nierenkanal«. Bei etwas älteren Embryonen sah Kupffer um das erweiterte Endstück des »Nierenkanals«, das spätere Nierenbecken, das umliegende Gewebe koncentrisch in drei Schichten angeordnet, und diese Anordnung behielt dieses Gewebe auch, nachdem das Becken sich später getheilt hatte. Während die innere, dichtere Zone dieses Gewebes späterhin an den weiteren Ramifikationen des Beckens sich zu betheiligen schien, ordneten sich die Zellen der zweiten Zone in gewundenen Streifen. Aus den letzteren gingen dann die Harnkanälchen der Niere hervor, unabhängig von dem Nierenbecken und den Zellen der inneren Zone.

Fast alle späteren Untersucher stimmen nun Kupffer darin bei, dass die bleibende Niere aus dem Wolff'schen Gange und nicht aus der Kloake, wie früher angenommen wurde, ihre erste Entstehung nehme. Meines Wissens haben nur zwei Forscher andere Ansichten geäußert. So berichtet Kölliker (XXIX, 1883), dass bei zwei menschlichen Embryonen von 8 und 8,5 mm Länge die ersten Nierenanlagen mit dem Sinus urogenitalis in direktem Zusammenhang stehen. Wie Keibel (XXVII, 1896, p. 137) bemerkt, können — die Richtigkeit der Beobachtung vorausgesetzt — hier jedenfalls keine normalen Verhältnisse vorgelegen haben.

Ferner liest man in Gegenbaur's »Lehrbuch der Anatomie des Menschen« (XIV, 1896), dass, während noch beim Hühnchen die Niere aus dem Urnierengange sich bildet, »bei Säugethieren die Anlage der Niere eine größere Selbständigkeit gewonnen hat, da der

Nierengang nicht mehr vom Urnierengange aus, sondern vom Urachus entsteht« (p. 129).

Es ist mir unbekannt, auf welche Originaluntersuchungen GEGENBAUR diese, jedenfalls ganz falsche, Darstellung stützt.

Während der erste Hauptpunkt der KUPFFER'schen Untersuchungen, wie schon erwähnt, bald allgemeine Anerkennung fand, war das mit dem zweiten, dass die Harnkanälchen eine von dem »Nierenkanal« isolirte Entstehung haben sollten, nicht der Fall. Diese Frage, ob die Harnkanälchen sich direkt durch Sprossung aus dem ursprünglichen Nierengange, wie REMAK und KÖLLIKER es beschrieben, oder isolirt von diesem entstehen, wie es KUPFFER schilderte, bildete den Hauptstreitpunkt, durch welchen die späteren Forscher sich in zwei einander scharf gegenüberstehende Lager theilten.

Für die REMAK-KÖLLIKER'sche Auffassung haben sich folgende Untersucher geäußert: GEGENBAUR (XIII, 1870), WALDEYER (LIX, 1870), LEYDIG (XXXIII, 1872), TOLDT (LVII, 1874), PYE (XXXIX, 1875), FREY (XI, 1876), LÖWE (XXXIV, 1879), RIBBERT (XLVII, 1880), HORTOLÈS (XXIV, 1881), KALLAY (XXVI, 1885), JANOSIK (XXV, 1885), NAGEL (XXXVII, 1889), GOLGI (XVI, 1889), MINOT (XXXV, 1894), HAYCRAFT (XIX, 1895), SCHULTZE (LIII, 1897), KOLLMANN (XXX, 1898), v. EBNER (IX, 1899) und GERHARDT (XV, 1901).

Für die KUPFFER'sche Auffassung dagegen: BORNHAUPT (III, 1867), THAYSSEN (LVI, 1873), RIEDEL (LI, 1874), FOSTER und BALFOUR (I, 1876; X, 1876; II, 1881), BRAUN (IV, 1877; V, 1878), FÜRBRINGER (XII, 1878), EMERY (VIII, 1883), WIEDERSHEIM (LXI, 1890; LXII, 1893), HAMBURGER (XVIII, 1890), GEGENBAUR (XIV, 1896), WEBER (LX, 1897), CHIEVITZ (VI, 1897), RIBBERT (XLIX, 1899), HERRING (XX, 1900).

Einen mehr vermittelnden Standpunkt nehmen SEDGWICK (LIV, 1880; LV, 1881), RIEDE (L, 1887), HOFFMANN (XXIII, 1889) und GREGORY (XVII, 1900) ein (siehe unten).

Für diejenigen Forscher, welche eine Entstehung sämmtlicher Harnkanälchen durch direkte Ausstülpung des Nierenganges annehmen, bleibt die Entwicklung der bleibenden Nieren ein an sich recht einfacher Vorgang. Die Nieren müssen, wie einer dieser Autoren sich ausdrückt, als Organe »sui generis« aufgefasst werden, welche sich in einer Weise entwickeln, die von derjenigen, in welcher die anderen Exkretionssysteme der Amnioten und der Wirbelthiere überhaupt entstehen, ganz verschieden ist[1].

[1] Ich sehe hier von den Untersuchern, welche sich von der isolirten Entstehung der Urnierenkanälchen der Amnioten noch nicht überzeugt haben, ganz ab.

Für diejenigen Forscher dagegen, welche eine isolirte, von dem Nierengange unabhängige Entstehung der Harnkanälchen annehmen, entsteht eine neue Frage, nämlich: woher stammt das Gewebe, aus welchem diese Harnkanälchen hervorgehen?

Braun versuchte als Erster diese schwierige Frage zu beantworten. Seiner Ansicht nach entwickeln sich bei den Reptilien die Glomeruluskapseln aus dem »Nierenzellenstrange«, der nach ihm auch Braun'scher Strang genannt wird. Seine Zellen scheinen von den Peritonealzellen abzustammen, welche hinter der Urniere als unregelmäßige Knospen in das Mesoderm hineinwuchern und zu einem Strange sich vereinigen.

Dieser Auffassung schloss sich kurz nachher Fürbringer (XII, 1878) an, ohne jedoch neue Beobachtungen zu bringen.

Zu anderen Resultaten kam Sedgwick (LIV, 1880) nach seinen an Hühnchen angestellten Untersuchungen. Wegen der großen Bedeutung dieser Arbeit will ich mit den eigenen Worten des Verfassers seine Resultate hier wiedergeben:

»1) The cells which give rise to the Wolffian and kidney tubules do not develop as involutions of the peritoneal epithelium, but from a blastema of cells derived from the intermediate cell mass.

2) The blastema of the kidney is at first perfectly continuous with that of the Wolffian body, and cannot be distinguished from it.

3) Wolffian tubules do not appear in any part of the blastema behind the thirtieth segment. Primary, secondary, and tertiary, etc., tubules are developed in that part of it placed in the thirtieth and anterior segments as far as the twenty-first or twenty-second, and primary tubules in yet anterior segments.

4) The blastema in thirty-first to thirty-fourth segments, on the appearance of the ureter, moves dorsalwards from the Wolffian duct, breaking away from the hindermost Wolffian tubules and enters into close relation with the ureter.

5) This part of the blastema — the kidney blastema — especially collects round swellings on the ureter, from which kidney tubules grow out.

6) These kidney tubules burrow into the kidney blastema, their growing points being continuous with the cells of the blastema« (p. 161—162).

Balfour (II, 1881) hat sich an Sedgwick's Präparaten von der Richtigkeit seiner Beschreibung überzeugt. Eine weitere Nachprüfung haben die Sedgwick'schen Untersuchungen jedoch nicht gefunden.

Der Einzige, wie es mir scheint, der während seiner Untersuchungen dieselben vor Augen hatte, ist JANOSIK (XXV, 1885), der aber »kein selbständiges Nierenblastem im Sinne SEDGWICK's vorgefunden« hat (p. 145).

Noch eine dritte Ansicht über den Mutterboden der Harnkanälchen wurde von WIEDERSHEIM (LXI, 1890; LXII, 1893) geäußert. Nach dessen Untersuchungen, die an Schildkröten und Krokodilen vorgenommen wurden, kommt es bei diesen Thieren zur Sprossenbildung im Bereiche des hinteren Urnierenendes. Solide Zellstränge wuchern dorsalwärts und treffen hier auf die Seitenkanäle des Nierenganges, die späteren Sammelgänge. Nachdem sich beide Gebilde erreicht haben, höhlen sich die Stränge aus und wandeln sich zu Harnkanälchen um; hierauf kommt es zum sekundären Durchbruch in die Sammelgänge.

Nach Untersuchungen an Säugethieren kam RIBBERT (XLIX, 1900) in jüngster Zeit zu ähnlichen Resultaten; er spricht die Ansicht aus, dass »die gewundenen Harnkanälchen von der Urniere abzuleiten sind« (p. 193).

Recht auffallend ist es, dass keiner von den neueren Forschern die Entwicklung der Nachniere vergleichend embryologisch untersucht hat. Größtentheils handelt es sich um Beobachtungen, die an einer Art oder höchstens an zwei oder drei Arten derselben Wirbelthierklasse angestellt wurden.

Das oben erwähnte Verhalten und dazu das vollständige Fehlen genauerer Untersuchungen über die früheste Entwicklung der Säugethierniere ist wohl vor Allem daran Schuld, dass wir bis jetzt keinen Überblick über die Entwicklungsweise der Amniotenniere besitzen.

Auf Anregung des Herrn Professor RABL habe ich während des letzten Jahres in seinem Laboratorium diese Frage einer neuen Prüfung unterworfen, und zwar an Repräsentanten sämmtlicher Amniotenklassen. Wenn ich hoffe, durch meine Untersuchungen einen Beitrag zur Lösung der Frage der Nierenentwicklung liefern zu können, dann verdanke ich dies vor Allem dem Umstande, dass mir ein größeres und vollständigeres Material zur Verfügung stand, als meinen Vorgängern. Herr Professor RABL stellte mir in der zuvorkommendsten Weise seine ganze Sammlung von Serien anheim und überließ mir ferner eine große Anzahl frischer Embryonen zur Bearbeitung. Hierfür sowohl, wie für seine freundliche Unterstützung während der

ganzen Ausführung meiner Untersuchungen erlaube ich mir an dieser Stelle ihm meinen innigsten Dank zu wiederholen.

Anfangs hatte ich die Absicht, die folgenden Untersuchungen nur auf die Entwicklung der bleibenden Niere zu beschränken. Es wurde mir aber sehr bald klar, dass es unmöglich sei, die Entwicklung der bleibenden Niere getrennt von derjenigen der Urniere zu behandeln, widrigenfalls ich das Ziel meiner Arbeit — die Klarlegung der Entstehung der Amniotenniere — hätte verfehlen müssen. Wenn ich trotz dieses veränderten Planes meinen Untersuchungen diesen Titel gegeben habe, so wünsche ich damit anzudeuten, dass meine Untersuchungen über die Entstehung und spätere Entwicklung der Urniere, über welche unten referirt werden wird, keinen Anspruch darauf machen, erschöpfend zu sein; nur so Vieles wurde hier berücksichtigt, als mir für die Erlangung eines Überblickes absolut nothwendig erschien. Viele Details und Specialbefunde sollen hier überhaupt nicht erwähnt werden.

Wo also unten von der Entwicklung der Urniere gesprochen wird und nichts Specielleres angegeben wird, ist immer der hinterste, caudale Theil derselben, welcher für diese Untersuchungen von größter Bedeutung ist, gemeint.

Da meine Untersuchungen über die Entstehung der Urniere nach dem oben Angeführten nur eine untergeordnete Stellung einnehmen, werde ich auf die diesbezügliche Litteratur nicht näher eingehen, um so mehr ich hoffe, in einer nicht allzu fernen Zeit dieses Thema behandeln zu können.

Technik.

Was die während dieser Untersuchungen benutzte Technik betrifft, so habe ich mich hauptsächlich an die im hiesigen Laboratorium gebräuchlichen Methoden gehalten (Rabl, XL, 1894). Einige Embryonen wurden in Zenker's Flüssigkeit fixirt. Für Isolationen wurde Salzsäure in verschiedenen Koncentrationen verwendet.

Sämmtliche Schnittpräparate, auf welche sich die unten referirten Untersuchungen stützen, gehören Serien an.

Sauropsiden.

I. Reptilien. Lacerta agilis.

Die Beschreibung der Nierenentwicklung bei *Lacerta* beginne ich mit einem Embryo von 32 Urwirbeln. Der Zweckmäßigkeit

wegen werde ich die Verhältnisse im vorletzten Segmente zuerst betrachten und der Beobachtung den in Fig. 2 wiedergegebenen Schnitt zu Grunde legen.

Auf der rechten Seite der Figur ist die Medulla getroffen, unter dieser die Chorda, Aorta (*Ao*) und der dorsale Theil der Kloake (*Kl*). Auf der linken Seite sehen wir den Urwirbel, die Seitenplatten (*Cep*) und die Mittelplatte[1] (*Mp*), welche beide letztere mit einander verbindet. Auf der lateralen Seite letzterer findet man den Wolff'schen Gang (*W.G*) gelegen. Die epitheliale Wand des Urwirbels umschließt einen hellen Kern, in welchem einige Zellen wahrzunehmen sind. Die mediale Urwirbelwand ist unter der Medulla verdickt und springt hier gegen die Chorda vor (beginnende Sclerotombildung). Ventralwärts geht die mediale Wand in die laterale über, und beide setzen sich dann ohne scharfe Grenze in die Mittelplatte fort, die in einem nach innen schwach konvexen Bogen nach unten zieht und in die Seitenplatten übergeht.

Die Mittelplatte scheint aus zwei Zellreihen zu bestehen und zwar aus einer lateralen und einer medialen. Von diesen bildet die laterale Reihe eine deutliche Fortsetzung der lateralen Urwirbellamelle, während der Zusammenhang zwischen der medialen und der entsprechenden Urwirbellamelle nicht so deutlich wahrzunehmen ist. Die Zellen sind mit ihren Längsachsen horizontal gestellt. Wie die Zellen des Urwirbels besitzen sie große runde oder ovale Kerne.

Die Mittelplatte geht ventralwärts in der Weise in die Seitenplatten über, dass die laterale Zellreihe in das äußere, die mediale in das innere Blatt der Seitenplatten sich fortsetzt. An der Stelle, wo die zwei Zellreihen aus einander weichen, wird eine kleine dorsalwärts emporspringende Ausbuchtung der Leibeshöhle gebildet.

Der lateralen Zellreihe liegt der Wolff'sche Gang dicht an. Dieser hat noch kein Lumen und besteht aus kubischen oder rundlichen Zellen mit einem hellen, feinkörnigen Protoplasma und großen runden Kernen.

Wie man an der Fig. 2 gleich sehen wird, ist die Schnittrich-

---

[1] Den Namen: »intermediäre Zellmasse«, mit welchem Balfour und Sedgwick diesen Theil des Mesoderms bezeichnen, habe ich hier nicht aufgenommen, da derselbe für ein anderes und von diesem verschiedenes Gewebe bei den Knochenfischen schon früher verwendet worden ist. Der von mir als Mittelplatte bezeichnete Theil des Mesoderms deckt sich nicht ganz mit demjenigen, welchen Waldeyer (LIX, 1870) so benennt, sondern entspricht nur dem horizontalen Theile seiner Mittelplatte.

tung nicht genau quer, sondern mehr schräg. Der Urwirbel ist ungefähr in der Mitte getroffen, dagegen ist der Haupttheil der Mittelplatte in einer Ebene gelegen, welche vor derjenigen ist, die der Mitte des Urwirbels entspricht. Eine Durchmusterung der Nachbarschnitte zeigt nun, dass an Querschnitten die Mittelplatte keinen durch das ganze Segment überall gleichmäßig dicken Strang zwischen Urwirbel und Seitenplatten bildet, sondern dass diese vielmehr an einer Stelle, die der Mitte des Segmentes ungefähr entspricht, in ihrer oberen Hälfte eine Verdickung aufweist (vgl. Fig. 3). Diese kommt dadurch zu Stande, dass die Zellen hier nicht in zwei Reihen mit horizontal gestellten Längsachsen liegen, sondern eine deutlich radiäre Anordnung aufweisen. Ein Lumen umschließen diese Zellen nicht. Die radiär gestellten Zellen gehen nach unten in die früher erwähnten parallel verlaufenden Zellreihen über, und nach oben steht die laterale Wand der Zellkugel mit der entsprechenden Wand des Urwirbels in Verbindung, während der Zusammenhang mit dessen medialer Lamelle auch hier weniger deutlich ist.

Im letzten Segmente des Embryo, dem 32., verbindet die Mittelplatte, wie oben für das vorletzte Segment beschrieben, als ein an Querschnitten zweischichtiger Zellstrang Urwirbel und Seitenplatten. Das Verhalten der zwei Zellreihen zu den Urwirbellamellen und den Seitenplatten ist hier dasselbe wie in dem vorletzten Segmente. Dagegen ist eine Verdickung der Mittelplatte oder eine radiäre Anordnung ihrer Zellen, dem Befunde im 31. Segmente entsprechend, hier nicht nachweisbar.

Der Wolff'sche Gang setzt sich auch durch dieses Segment fort und endet in der hinterliegenden unsegmentirten Mesodermmasse, indem sein Endtheil hier sich der Wand der Kloake anlegt, jedoch ohne mit der letzteren zu verschmelzen.

Indem wir jetzt die Serie cranialwärts vom 31. Segmente, unserem Ausgangspunkte, verfolgen, werden wir zuerst das 30. Segment betrachten.

Hier lässt sich durch das ganze Segment an den Querschnitten ein dorsaler breiterer und ein ventraler schmälerer Theil der Mittelplatte, der mit den Seitenplatten in Zusammenhang steht, deutlich unterscheiden. Am Anfange und Ende des Segmentes finden wir auch hier einen Zusammenhang zwischen den dorsalen Zellen der Mittelplatte und den angrenzenden des Urwirbels, in der Mitte des Segmentes aber ist keine Verbindung zu bemerken. Die Zellen beider haben sich getrennt und hier, vgl. Fig. 1, zeigen die Zellen

des dorsalen Theiles eine deutlich radiäre Anordnung. Auch hier umschließen die Zellen eben so wenig wie im 31. Segmente ein Lumen, dagegen ist diese Zellkugel größer als diejenige des letzteren Segmentes und, wie schon erwähnt, ihre Isolirung vom Urwirbel mehr fortgeschritten, während sie ventralwärts mit den Seitenplatten noch in Zusammenhang steht.

Zwischen dem 30. und dem 29. Segmente liegt eine ähnliche Erweiterung der Mittelplatte. Diese dagegen ist etwas kleiner als die des 30. Segmentes und liegt, mit der letzteren verglichen, mehr ventralwärts. Die folgende Ausbuchtung erreicht dann ihr Maximum ungefähr in der Mitte des 29. Segmentes, und nach dem Vorderende dieses Segmentes zu befindet sich wieder eine neue, die in Fig. 4 gezeichnet ist. Diese lässt die radiäre Anordnung ihrer Zellen noch deutlicher als die vorhergehenden hervortreten. An dem Querschnitte zeigt hier die Ausbuchtung eine mehr dreieckige Form. Nach oben hin, wo die mediale und laterale Wand zusammenstoßen, zeigt sie eine kleine Verdickung. Ventralwärts ist die Wand der Ausbuchtung durch die Richtung ihrer Zellhauptachsen von dem ventralen Theile der Mittelplatte, welcher hier nur aus wenigen Zellen besteht, recht deutlich abgegrenzt. In der Ausbuchtung ist ein deutliches Lumen wahrzunehmen. Die diesem sich zukehrenden Zelltheile weisen ein helleres Protoplasma auf, als die basalen Theile. Die Form der Zellen ist eine cylindro-prismatische, die Kerne groß und rundlich.

Der lateralen Seite der Ausbuchtung liegt der WOLFF'sche Gang, welcher hier ein Lumen aufweist, mit seiner medialen Wand dicht an. Auf der medialen Seite der Ausbuchtung setzt sich der ventromediale Theil des Urwirbels als ein lockerer Zellzug zwischen die Wand der ersteren und diejenige der Aorta fort.

Auch das 28. Segment weist zwei ähnliche Erweiterungen des dorsalen Theils der Mittelplatte auf. Die Zellen derselben besitzen eine radiäre Anordnung, während ein Lumen nicht zu sehen ist. Erst im Anfange des 27. Segmentes liegt eine Erweiterung, die, was die Entwicklung betrifft, mit derjenigen, die in Fig. 4 dargestellt ist, übereinstimmt. Von ähnlichen Bildungen finden wir dann zwischen dem 27. und dem 26. Segmente eine und im 26. wieder zwei. Auch im 25. Segmente befinden sich zwei, während weiter nach vorn zu nur eine Erweiterung in jedem Segmente aufzufinden ist.

Ihre Größe nimmt cranialwärts gleichmäßig zu. Ihre ventrale Verbindung mit den Seitenplatten und ihre dorsale mit den Urwirbeln wird immer lockerer. Ferner grenzen sich die Erweiterungen gegen-

seitig von einander ab. Diese stellen dann die zwischen dem Urwirbel, Cölomepithel, WOLFF'schen Gange und dem die Wand der Aorta umgebenden Bindegewebe liegenden, sogenannten Urnierenbläschen (RATHKE) dar. Aus diesen Bläschen gehen, wie man sich in den weiter vorn liegenden Segmenten überzeugen kann, die Urnierenkanälchen in der Weise hervor, dass die dorso-laterale Wandpartie des Bläschens als ein solider Fortsatz gegen den WOLFF'schen Gang zu auswächst. Der Fortsatz nimmt später an Länge zu, das Lumen des Bläschens setzt sich in denselben fort und seine Zellen treten mit der Wand des WOLFF'schen Ganges in Verbindung. Das Bläschen selbst nimmt eine Schalenform an, indem sich die dorsale Wand ventralwärts einbuchtet; der Rand dieser Einbuchtung stellt eine dorsalwärts gerichtete Kante dar, welche später in dieser Richtung weiter wächst; die Zellen der ventro-medialen Wand weichen etwas aus einander und nehmen eine mehr längliche, plattgedrückte Form an. Die Zellen der konvexen Wand des Schälchens stellen dann das äußere Blatt der Glomeruluskapsel, die der dorsalen eingebuchteten Wand dagegen das innere Blatt oder das Knäuelepithel dar.

Embryo mit 48 Urwirbeln.

Am Ende des 33. Segmentes mündet der WOLFF'sche Gang in die Kloake. Verfolgen wir denselben von dieser Stelle ab in cranialer Richtung, so sehen wir ihn zunächst dorsalwärts und nach außen verlaufen, dann aber bald proximalwärts umbiegen. Sein Querschnitt ist von jetzt an dem Cölomepithel ganz nahe gelegen, vom letzteren nur durch eine ganz dünne Mesodermschicht getrennt; seine Wand besteht aus cylindrischen Zellen mit großen ovalen oder rundlichen Kernen (vgl. Fig. 5—12).

Von der Umbiegungsstelle des WOLFF'schen Ganges in cranialer Richtung ab und durch die nächstfolgenden Segmente bemerken wir, dass seine dorso-mediale Wand von einem Zellhäufchen umgeben wird (vgl. Fig. 5), das sich von dem umliegenden Gewebe sowohl durch das Verhalten seiner Zellen zu einander als auch zu der Wand des WOLFF'schen Ganges unterscheidet. Die dem WOLFF'schen Gange zunächst gelegenen Zellen liegen seiner Wand unmittelbar an und sind gegenseitig dicht zusammengedrängt. Die Protoplasmamenge dieser ist nicht groß und nicht sternförmig, wie die der umliegenden Mesodermzellen, sondern ist um den Kern herum angeordnet. Die Kerne dieser Zellen sind so gestellt, dass ihre Längsachsen mit denjenigen in der Wand des WOLFF'schen Ganges zusammenfallen. Diese

Zellschicht ist also nach den Zellen des WOLFF'schen Ganges centrirt. Während die laterale, dem WOLFF'schen Gange anliegende, Zellschicht auf Querschnitten durchschnittlich sieben bis neun Zellen aufweist, nimmt diese Zahl medialwärts ab. Während, wie schon erwähnt, die dem WOLFF'schen Gange anliegende Zellreihe eine charakteristische Anordnung der Zellen aufweist, ist dies Verhalten in den übrigen Reihen nicht so deutlich. Dorsalwärts verliert sich die bestimmte Anordnung der Zellen allmählich, die Zellen liegen nicht mehr gegenseitig so dicht beisammen, ihre Kerne sind rund, und die Grenze dieser Zellmasse gegen das umliegende Gewebe lässt sich hier, wenn überhaupt, nur schwer bestimmen.

Diese Zellmasse ist, wie später gezeigt werden soll, identisch mit dem »Blastem« der Autoren, das wir hier nach einem Vorschlage von Professor RABL mit dem Namen: nephrogenes Gewebe bezeichnen werden[1].

Auf dies Gewebe, den WOLFF'schen Gang und auf das gegenseitige Verhalten dieser beiden werden wir unten unsere Aufmerksamkeit richten.

Was den hinter dem 33. Segmente liegenden Körpertheil betrifft, so sind die Verhältnisse hier in der Weise gestaltet, dass der WOLFF'sche Gang kurz hinter seiner Einmündung in die Kloake aus den Schnitten verschwindet und mit jenem auch das nephrogene Gewebe. Dies erstreckt sich also nicht in das 34. Segment hinein, was hier hervorgehoben werden soll.

Im 30. Segmente nimmt die Menge des nephrogenen Gewebes im Vergleich zu der der hinteren Segmente deutlich zu. Was die Anordnung der Zellen betrifft, so machen sich hier auch gewisse Veränderungen geltend. Wie aus Fig. 6 — einem Schnitte durch die craniale Hälfte des 30. Segmentes — hervorgeht, lässt sich im nephrogenen Gewebe eine mehr mediale und ventrale Portion, die aus dicht gedrängten Zellen besteht, und eine dorso-laterale Partie, welche mehr das Aussehen des nephrogenen Gewebes, das wir aus den hinteren Segmenten kennen, bewahrt hat, unterscheiden. Diese zwei Theile gehen ohne scharfe Grenze in einander über.

---

[1] Die Bezeichnung dieses Gewebes als »Blastem« wird durch die alte Vorstellung erklärt, dass »Säfte aus dem Blute ausgeschieden werden, welche sich später organisiren« (vgl. p. 1). Nach der allgemeinen Anerkennung der Zelllehre ist diese alte Vorstellung schon längst sowohl aus der normalen wie aus der pathologischen Anatomie verschwunden; daher erscheint es mir vortheilhaft, diese alte Bezeichnung auch für immer fallen zu lassen.

Da wo man im 30. Segmente in dieser Weise zwei Portionen im nephrogenen Gewebe zu unterscheiden vermag, was nicht überall möglich ist, sieht man auch, dass die Grenze zwischen der ventralen Portion und dem umliegenden Mesodermgewebe ganz scharf ist. Gewöhnlich lässt sich ganz bestimmt entscheiden, welche Zellen des Grenzgebietes dem nephrogenen Gewebe angehören und welche nicht, was betreffs der lateralen oder dorsalen Portion nicht so leicht möglich ist. Die in Fig. 6 dargestellte Verdichtung in der ventralen Partie des nephrogenen Gewebes ist nur durch wenige Schnitte zu verfolgen, deutlich zu sehen eigentlich nur in diesem einen Schnitte. Im übrigen Theile des Segmentes ist jedoch die mächtigere Ausbildung der ventralen Portion des nephrogenen Gewebes, welche im 31. Segmente nur ganz schwach angedeutet, überall recht deutlich zu sehen.

Denselben Charakter wie im 30. Segmente weist das nephrogene Gewebe im hinteren Theile des 29. Segmentes auf. Weiter nach vorn gegen seine Mitte hin treten eigenthümliche Differenzirungen in diesem Gewebe ein.

Wenn man Fig. 6 — den eben beschriebenen Schnitt durch den cranialen Theil des 30. Segmentes — mit Fig. 7 — einem Schnitte durch die Mitte des 29. Segmentes — vergleicht, so sieht man, dass hier wie dort ein ventraler, schärfer begrenzter Theil des nephrogenen Gewebes sich unterscheiden lässt. Die Grenze dieses Theiles ist aber hier viel deutlicher und mehr abgerundet. Weiter nehmen die Zellen in dieser Partie, welche an der in Fig. 6 wiedergegebenen Stelle mehr unregelmäßig stehen, hier eine deutlich radiäre Anordnung ein. Deutlich radiär angeordnet sind die Zellen, welche die laterale und ventrale Begrenzung dieser Zellkugel bilden, die oberen und etwas nach innen gelegenen Zellen jedoch nicht. Von diesen letzteren kann man nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob sie der ventralen Kugel oder dem dorsalen Strange angehören.

Wie Zellen, die um ein enges Lumen radiär gestellt sind, haben die Zellen der Kugel Pyramidenform mit nach innen dem Centrum zugekehrten Spitzen. Hier im Centrum bemerkt man eine helle Partie, wie ein mit Sekret erfülltes kleines Lumen. In einer dieser Zellen liegt eine Mitose, welche näher dem Centrum als die übrigen Kerne sich befindet, ein Verhalten, das demjenigen ganz ähnlich ist, welches man in jedem einschichtigen Epithel vorfindet: die Mitose dem freien Zellpol genähert. Die Zellen sind die höchsten, welche die laterale und ventrale Wand der Kugel bilden, die der medialen Wand sind etwas niedriger.

Nach vorn zu in demselben Segmente ist diese Zellkugel noch auf zwei Schnitten getroffen, im dritten verschwindet sie ganz. Im vierten taucht wieder eine ähnliche Bildung auf, die zwei Schnitte weiter nach vorn zu ihren größten Durchmesser erreicht (vgl. Fig. 9).

Man kann hier nicht länger im Zweifel sein, dass man es mit einer Urnierenkanälchenanlage zu thun hat. Wie aus der Figur hervorgeht, hat die Anlage im Querschnitte ungefähr die Form eines rechtwinkeligen Dreieckes, dessen Spitze nach dem Wolff'schen Gange gekehrt ist. Die dorsale und die etwas kürzere ventro-laterale Wand bestehen aus einer Schicht hoher, cylindrischer Zellen mit deutlichen Grenzen und rundlichen oder ovalen Kernen. Die dorsale Wand ist nach unten leicht in das Lumen eingebuchtet. An der Vereinigungsstelle der dorsalen und der ventro-lateralen Wand, wo die Kanälchenanlage gegen den Wolff'schen Gang vorspringt, wird die innere Wand des Wolff'schen Ganges gegen die äußere vorgewölbt; auf diese Weise wird sein Lumen verengert. Die Grenze zwischen der Wand des Wolff'schen Ganges und der Kanälchenanlage ist ganz scharf. In die gegen den Wolff'schen Gang vorspringende Partie der Wand setzt sich das Lumen als eine schmale Ausbuchtung fort, und die Zellen in der Mitte des Fortsatzes sind darum niedriger als nach beiden Seiten.

Unten und ein wenig nach innen geht die ventro-laterale Wand in die mediale über. Die Zellen der Kanälchenanlage nehmen gleichzeitig an Höhe ab. In der Mitte der medialen Wand sind kubische Zellen mit runden Kernen; nach aufwärts nehmen sie wieder an Höhe etwas zu, um sich dann mit den höheren Zellen der dorsalen Wand zu vereinigen. An dieser Vereinigungsstelle der dorsalen und medialen Wand sind die Zellen der Kanälchenanlage nicht deutlich von dem übrig gebliebenen dorsalen Reste des nephrogenen Gewebes abgegrenzt; ein Theil dieser Zellen scheint vielmehr eine Fortsetzung des dorso-medialen Kanälchenvorsprunges zu bilden, während die dem Wolff'schen Gange am nächsten liegenden Zellen jenes Gewebes eine ähnliche Anordnung aufweisen wie die in den hinterliegenden Segmenten.

Fünf Schnitte weiter nach vorn zu an der Grenze zwischen 29. und 28. Segmente treffen wir auf eine neue Kanälchenanlage, welche in Fig. 8 gezeichnet ist. Wie aus dieser Figur leicht zu entnehmen ist, stellt diese ein Übergangsstadium in der Entwicklung zwischen der in Fig. 7 und der in Fig. 9 wiedergegebenen Anlage dar. Alles was die Anlage, welche in Fig. 9 dargestellt ist, charakterisirt, finden

wir bei dieser neuen, wenn auch weniger ausgesprochen, wieder. Auch hier bestehen die dorsale und laterale Wand aus hohen cylindrischen Zellen und an der Übergangsstelle dieser zwei in einander springt die Wand in eine nach außen konvexe Partie gegen den Wolff'schen Gang vor, dessen Wand hier leicht seitlich eingebogen ist. Um das Lumen der Kanälchenanlage liegen an dieser Stelle drei Mitosen, ein deutlicher Beweis der raschen Zellvermehrung dieses Theiles.

Schon in diesem Stadium der Entwicklung der Urnierenkanälchen ist der Gegensatz zwischen der dorsalen und ventro-lateralen Wand einerseits und der medialen andererseits deutlich ausgesprochen, indem die Zellen der letzteren niedriger sind als diejenigen der ersteren. Ferner sind die Zellen der medialen Wand durch keine scharfe Linie gegen das umliegende Mesodermgewebe abgegrenzt; ihre basalen Endtheile sind nicht mit einander verbunden und ragen in das umgebende Gewebe ein.

Dort, wo die dorsale und mediale Wand mit einander in Verbindung treten, ist, wie für das ältere Stadium beschrieben wurde, die Grenze der Kanälchenanlage gegen das dorsale nephrogene Gewebe nicht deutlich gezogen. Die Zellen des letzteren zeigen in der der Kanälchenanlage am nächsten liegenden Partie eine Andeutung zur radiären Anordnung.

Die erste Kanälchenanlage, auf welche wir im 28. Segmente stoßen, zeigt eine Entwicklungsstufe, die zwischen der in Fig. 7 und 8 dargestellten liegt, und bedarf keiner weiteren Besprechung. Hier interessirt uns aber mehr ihre Lage als ihr Bau. In den hinteren Segmenten war es immer die Regel, dass im Schnittbilde die Kanälchenanlage stets ventral gelegen war, während der Wolff'sche Gang dorsalwärts von dem nephrogenen Gewebe mit seiner eigenthümlichen Anordnung der Zellen gedeckt war. An dem zuletzt erwähnten Schnitte zwischen dem 29. und dem 28. Segmente (Fig. 8) zeigte indessen die dorsale Partie des nephrogenen Gewebes nicht diese ursprüngliche und für dasselbe charakteristische Zellanordnung; dagegen bestand eine gewisse Andeutung zu einer radialen Anordnung, ein Bild, welches denjenigen in Fig. 6 und Fig. 7 wiedergegebenen gleicht.

An dem vorliegenden Schnitte aus dem 28. Segmente finden wir nun eine Kanälchenanlage, welche der dorsalen Partie der medialen Wand des Wolff'schen Ganges anliegt. Diese Kanälchenanlage besitzt schon ein deutliches Lumen und grenzt nach unten zu an eine Zellmasse, welche die tangential getroffene Wand der in Fig. 10 ge-

zeichneten Kanälchenanlage darstellt; nach oben wird sie von einer schmalen Zone nephrogenen Gewebes umgeben.

Zwei Kanälchenanlagen sind also in diesen beiden Schnitten in derselben Transversalebene getroffen; in beiden Fällen ist die ventrale weiter entwickelt als die dorsale. Eben so befindet sich in beiden Fällen dorsalwärts von den jüngsten Anlagen noch eine Zone nephrogenen Gewebes.

Die folgende Kanälchenanlage ist in Fig. 10 dargestellt. Ein Vergleich dieses Stadiums mit dem nächst jüngeren — in Fig. 9 — zeigt, dass der wesentlichste Unterschied zwischen diesen beiden darin besteht, dass der laterale Fortsatz gegen den Wolff'schen Gang an Länge zugenommen hat. Die dorsale Wand hat einen leicht S-förmig gebogenen Verlauf. Der Theil derselben, der an der Bildung des lateralen Vorsprunges gegen den Wolff'schen Gang Theil nimmt, ist nach oben konvex, während der mediale eine oben konkave Krümmung bildet. Diese eingebogene Wandpartie besitzt die höchsten Zellen. Nach beiden Seiten, am meisten jedoch in lateraler Richtung gegen die Umbiegungsstelle in die laterale Wand, nehmen die Zellen an Höhe ab. Die letzteren, welche die centrale Partie des lateralen Fortsatzes bilden, erscheinen, wie aus der Figur hervorgeht, ganz niedrig, komprimirt und in die Wand des Wolff'schen Ganges eingedrückt. An der Stelle, wo der Fortsatz sich gegen den Wolff'schen Gang vorschiebt, werden die Zellen des letzteren in ihrer Richtung beeinflusst; und zwar kehren die dorsal von dieser Stelle gelegenen Zellen ihre Achsen nach außen und unten, während die ventralwärts gelegenen nach außen und oben gerichtet sind, zum Unterschiede von früheren Stadien (vgl. Fig. 8 und 9), wo diese Zellen alle in einer Horizontalebene gelegen waren.

Betrachtet man diese Stelle mit stärkerer Vergrößerung, indem man gleichzeitig den Tubus etwas hebt und senkt, so tritt bei einer Einstellung die Grenze zwischen der Kanälchenanlage und der Wand des Wolff'schen Ganges ganz deutlich hervor, bei einer anderen Einstellung dagegen verschwindet diese Grenzlinie; es scheint vielmehr, als ob die dorsale Wand der Kanälchenanlage mit der entsprechenden dorsalen Wandpartie des Wolff'schen Ganges verlöthet wäre; in ähnlicher Weise die ventro-laterale Wand der Anlage mit dem ventralen Wandtheil des Wolff'schen Ganges. Da das in Fig. 10 gezeichnete Bild natürlich nur die Verhältnisse in einer bestimmten Ebene darzustellen vermag, kann das gegenseitige Verhalten der Zellen

an der Berührungsstelle nur in mangelhafter Weise zur Wiedergabe gelangen.

Die Zellen der ventro-lateralen Wand erreichen wie diejenigen der dorsalen ihre größte Höhe in der mittleren Partie, so dass die Wand hier in das Lumen leicht konvex einragt. Nach unten zu geht diese Wand in die mediale über. Was die Zellen der letzteren betrifft, so gilt es hier in diesem Stadium noch mehr als in den jüngeren, dass sie nicht das epitheliale Aussehen wie diejenigen der übrigen Wand der Kanälchenanlage aufweisen. Ihre Protoplasmamenge ist nur eine geringe und an einer Stelle bekommt man den Eindruck, als wäre die Wand der Kanälchenanlage von den umliegenden Mesodermzellen gebildet und nicht von einer mit der übrigen Wand in Verbindung stehenden Epithelschicht. Nach oben zu treten diese Zellen, indem ihre Höhe etwas zunimmt, mit denen der dorsalen Wand in Verbindung und bilden mit diesen zusammen, wie für die jüngeren Stadien auch beschrieben wurde, eine nach oben gerichtete Kante, die gegen das hier gelegene nephrogene Gewebe nicht scharf abgegrenzt ist; diese scheint vielmehr sich in die ventrale Partie des nephrogenen Gewebes fortzusetzen.

Nach der Betrachtung des der Fig. 10 zu Grunde liegenden Schnittes ist es noch nöthig, in aller Kürze die Nachbarschnitte zu beschreiben, um ein Bild der körperlichen Form, über welche der einzelne Schnitt nur eine unvollständige Auskunft liefert, entwerfen zu können.

An dem nach vorn folgenden Schnitte ist der laterale Fortsatz gegen den Wolff'schen Gang tangential getroffen und ist hier nicht so lang, weist jedoch eine scharfe Grenzlinie gegen den Wolff'schen Gang auf; sein Lumen ist nicht sichtbar, dagegen ist der mediale dreieckige Theil des Lumens der Kanälchenanlage auch hier deutlich zu sehen, wenn es auch etwas schmäler ist. Noch weiter nach vorn zu, am nächsten Schnitte, welcher nur den medialen Theil der Kanälchenanlage trifft, kann man das Lumen als eine feine Spalte erkennen.

An dem Schnitte, welcher unmittelbar hinter dem in Fig. 10 gezeichneten liegt, ist der laterale Fortsatz nicht so lang wie in jenem. Seine Grenze gegen den Wolff'schen Gang ist auch hier deutlich, sein Lumen ist nur in der medialen Partie sichtbar und hier erreicht es eine etwas größere Weite als an dem gezeichneten Schnitte. Auch der mediale Theil des Lumens der Kanälchenanlage weist an diesem Schnitte eine größere Weite auf.

An dem nach hinten jetzt folgenden Schnitte hat die ganze Kanälchenanlage eine dreieckige Form. Der Fortsatz gegen den WOLFF'schen Gang ist sehr kurz und besitzt kein Lumen. Die Zellen der medialen Wand liegen hier etwas enger beisammen und begrenzen nach innen zu ein spaltförmiges Lumen, das in dem folgenden Schnitte nach hinten verschwunden ist.

Nach dieser Beschreibung werden wir uns eine Vorstellung über die körperliche Form der Kanälchenanlage leicht machen können. Die Anlage zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit einem plump geformten Schöpflöffel. Der Griff wird von der lateral- und cranialwärts vorspringenden, cylindrischen Partie gebildet, die Löffelschale von dem breiten, von oben schwach ausgehöhlten, nach unten vorgebauchten medialen Theil. Diese Bildung umschließt ein Lumen ähnlicher Gestalt.

Dorsalwärts von der eben beschriebenen Anlage weisen die Zellen des nephrogenen Gewebes eine radiäre Anordnung auf.

Im 27. Segmente begegnet uns zuerst eine Kanälchenanlage, die ein Zwischenstadium zwischen den in Fig. 9 und 10 dargestellten bildet. Auf der dorsalen Seite derselben befindet sich eine ganz junge Anlage. Dann folgt eine Anlage, die mit der in Fig. 10 gezeichneten übereinstimmt, nur zeigt ihr lateraler Fortsatz gegen den WOLFF'schen Gang eine deutlichere ventrale Krümmung. Auf der ventralen Seite dieser Anlage ist die Wand einer anderen, die sich durch mehrere Schnitte in das 26. Segment hinein erstreckt, tangential getroffen. Der vierte Schnitt, von hinten nach vorn gerechnet, ist in Fig. 11, der sechste in Fig. 12 wiedergegeben.

Aus diesen zwei Figuren wird man sich gleich eine Vorstellung über die Entwicklung dieses Kanälchens im Vergleich mit dem in Fig. 10 gezeichneten machen können. Der Unterschied zwischen diesen beiden ist vor Allem durch das starke Wachsthum des lateralen Fortsatzes gegen den WOLFF'schen Gang bedingt. Die leichte Krümmung dieses Stückes, welche schon im vorhergehenden Stadium bemerkbar war, hat in diesem zugenommen, so dass die Anlage auf einem Querschnitte die Form eines stark geschlängelten **S** bekommen hat. Gleichzeitig damit, dass der laterale Fortsatz an Länge, Dicke und Krümmung zugenommen hat, zeigt auch der Theil der Kanälchenanlage, welcher oben mit einer Löffelschale verglichen wurde, eine bedeutende Zunahme an Breite und Aushöhlung, indem die nach oben und ein wenig nach außen gerichtete Kante, wo die dorsale und mediale Wand sich vereinigen, in dieser Richtung weiter gewachsen

ist. Durch das Wachsthum dieses Theiles der Anlage und die starke Krümmung des lateralen Fortsatzes treten die laterale Wand des ersteren und die mediale Wand des letzteren beinahe mit einander in Berührung. In der feinen Spalte zwischen denselben bemerkt man in Fig. 12 nur eine längliche Zelle.

Da die Schlängelung des lateralen Fortsatzes nicht in die Transversalebene allein fällt, ist sein Lumen von keinem der in Fig. 11 und 12 gezeichneten Schnitte in seiner ganzen Länge getroffen. Von der Stelle ab, wo derselbe von dem medialen verbreiterten Theil der Kanälchenanlage (vgl. Fig. 11) abgeht, biegt er sich erst cranial- und dorsalwärts, dann lateralwärts und mit seinem Endtheil ein wenig caudalwärts. Die Ebene, in welcher die in Fig. 12 sichtbaren zwei Lumenstücke dieses Theiles sich mit einander vereinigen, liegt also dem Betrachter etwas näher als die Ebene der Tafel.

Was den Bau der Kanälchenwände betrifft, so geht dieser aus den Zeichnungen deutlich hervor. Wie aus Fig. 12 ersichtlich, sind die Zellen an der Berührungsstelle zwischen der Kanälchenanlage und dem Wolff'schen Gange in einer Weise geordnet, die eine weitere Entwicklungsstufe des für das jüngere Stadium (vgl. Fig. 10) geschilderten Verhaltens darstellt. Die dorsale Wand des Kanälchenfortsatzes hängt mit der dorsalen Hälfte der medialen Wand des Wolff'schen Ganges zusammen, wie die ventrale Wand des ersteren mit der entsprechenden ventralen Hälfte der letzteren. Das Lumen des Kanälchens steht aber noch nicht mit demjenigen des Wolff-schen Ganges in Verbindung.

Das letzte Stadium in der Entwicklung der Urnierenkanälchen, welches hier erwähnt werden soll (vgl. Fig. 13), stammt aus einer anderen Querschnittserie. Der Übersicht wegen findet es aber im Anschluss an die bis jetzt behandelten hier seine Erwähnung.

Mit dem zuletzt beschriebenen Kanälchen verglichen, zeichnet sich dieses durch seine erheblichere Größe, die stärkere Schlängelung des lateralen Theiles aus, und weiter dadurch, dass sein Lumen mit dem des Wolff'schen Ganges in offener Kommunikation steht.

In der weiteren Entwicklung des Urnierenkanälchens wächst dann die medial- und ventralwärts konvexe Schlinge des cylindrischen Kanälchens in dieser Richtung weiter an dem schalenförmigen Theile — der späteren Glomeruluskapsel — vorüber.

An sämmtlichen oben beschriebenen Stadien der Entwicklung der Urnierenkanälchen ist zu bemerken, dass kein Gefäß oder Gefäß-

anlage mit dem Kanälchen in Verbindung getreten ist, um ein Malpighi'sches Körperchen zu bilden.

Im Anschluss an die Beschreibung der Verhältnisse bei dem Embryo mit 48 Urwirbeln soll hier in aller Kürze auch über zwei jüngere Embryonen mit 45 resp. 42 Urwirbeln berichtet werden.

Was den ersteren dieser zwei betrifft, so mündet auch hier der Wolff'sche Gang im 33. Segmente in die Kloake hinein. Ungefähr von der Mitte dieses Segmentes ab ist der Wolff'sche Gang an den Querschnitten im Anfang auf der dorso-medialen Seite, später auf der medialen Seite von dem nephrogenen Gewebe umgeben, welches ganz so wie im älteren Stadium sich verhält. Nach vorn zu an Ausbreitung etwas zunehmend, zieht es als ein zusammenhängender Zellstrang durch das 33., 32., 31., 30. und 29. Segment. An der Grenze zwischen dem 29. und dem 28. Segmente befindet sich eine Kanälchenanlage, welche, was die Entwicklung betrifft, mit der in Fig. 7 von dem älteren Embryo abgebildeten übereinstimmt. In den nach vorn zu liegenden Segmenten befinden sich nun Kanälchenanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien, die mit den von dem älteren geschilderten ganz übereinstimmen. Im 24. Segmente treffen wir schließlich auf das in Fig. 13 gezeichnete Urnierenkanälchen, das oben erwähnt wurde.

Bei dem jüngeren Embryo mit 42 Urwirbeln erstreckt sich das nephrogene Gewebe, welches im 33. Segmente recht spärlich ist, nach vorn zu auch durch das 28. Segment unverändert und erst an der Grenze zwischen diesem Segmente und dem 27. befindet sich auf der rechten Seite eine Kanälchenanlage, welche der in Fig. 7 gezeichneten ähnlich sieht, während auf der linken Seite die erste Anlage etwas weiter nach vorn zu in demselben Segmente gelegen ist. Dann folgt, wie gewöhnlich, in den nach vorn zu gelegenen Segmenten eine Reihe von Kanälchenanlagen, deren Entwicklungsgrad nach vorn zu allmählich zunimmt.

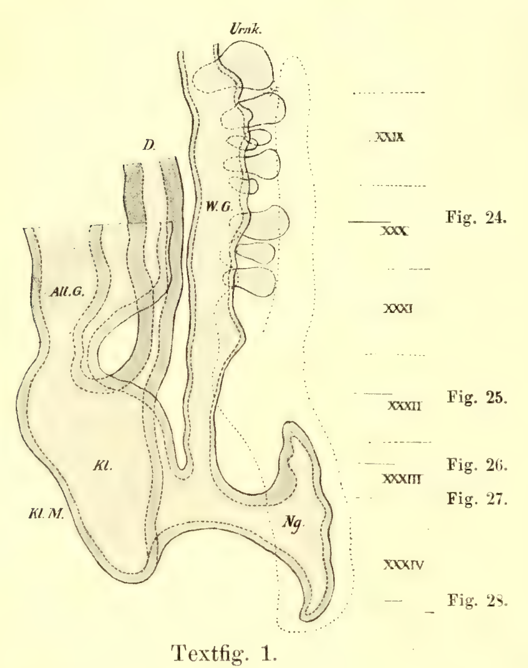
Die Entwicklung der Nachniere.

Das nächste Stadium von *Lacerta*, welches mir zur Verfügung stand, hatte eine Länge von 1,6 cm (nach der Rückenlinie im Bogen von der Schnauze zur Schwanzspitze gemessen). Zwischen dem ältesten der früher erwähnten Embryonen und diesem weist also mein Material leider eine recht bedeutende Lücke auf.

Wir fangen unsere Beschreibung dieses Stadiums mit der Untersuchung eines Querschnittes durch das 33. Segment an (vgl. Fig. 27).

Der Schnitt ist so ausgefallen, dass die linke Seite des Embryo — an der Figur die rechte Seite — in einer Ebene getroffen ist, die mehr in caudaler Richtung gelegen ist als diejenige, in welcher die andere Seite durchschnitten ist.

Ventral von der Chorda, die hier von Vorknorpel schon umgeben ist, liegt die Arteria caudalis (*A.c*), und weiter ventralwärts die Kloake (*Kl*). In dorsaler Richtung bildet diese zwei längliche Ausbuchtungen, an jeder Seite eine. Diese Ausbuchtungen stellen die beiden Nierengänge (*Ng*) dar. An der linken Seite der Figur wölbt sich die laterale Wand der Kloake in eine Ausbuchtung vor, an der rechten Seite ist dies nicht der Fall. Diese Ausbuchtung gehört dem unteren Endtheil des Wolff'schen Ganges, der hier in die Kloake einmündet (*W.G*).



Textfig. 1.

Die Wand des Nierenganges besteht aus einem einschichtigen Epithel, welches gegen die Einmündungsstelle zu cylindrisch, in der mittleren Partie, wo das Lumen etwas enger ist, kubisch und in der etwas erweiterten dorsalen Partie wieder cylindrisch wird.

Textfig. 1 — eine Profilkonstruktion[1] von diesem Embryo — zeigt die Größe und Form des Nierenganges und seine Beziehung zu den Nachbarorganen.

Wie ersichtlich mündet der Nierengang mit dem Wolff'schen Gange durch einen gemeinsamen Stiel in die Kloake, oder wie man auch sagen kann, in die dorso-mediale Wand des caudalen Endes des Wolff'schen Ganges (vgl. Fig. 27) dort, wo dieser sich in die Kloake entleert.

[1] Sämmtliche Profilkonstruktionen wurden bei 100facher Vergrößerung ausgeführt und dann auf $^3/_4$ verkleinert. Es sind dieselben Bezeichnungen wie an den Tafelfiguren (vgl. die Tafelerklärung) verwendet.

Der kurze horizontale Theil des Nierenganges, den wir als Ureter bezeichnen werden, theilt sich T-förmig in einen kurzen, breiten aufsteigenden Ast und einen etwas längeren und schlankeren absteigenden.

Wenn man die Textfig. mit den Tafelfig. 24—28, deren Lage an der Textfig. durch Linien angedeutet ist, vergleicht, wird man sich leicht einen Überblick über die recht einfache Form des Nierenganges verschaffen können.

Wir wenden uns dann wieder dem ersten Schnitte (Fig. 27) zu. An der dorso-medialen Seite des leicht erweiterten Theiles des Nierenganges bemerkt man eine Zellmasse, die sich von dem umliegenden Gewebe unterscheidet, indem das Protoplasma ihrer Zellen stärker gefärbt ist, und die Zellen selbst sowohl dichter liegen, als auch eine besondere Anordnung aufweisen; die Längsachsen derjenigen Zellen, die der Wand des Nierenganges direkt anliegen, fallen nämlich mit den Längsachsen derjenigen seiner Wand zusammen. Die von der Wand mehr entfernten Zellen weisen diese Einstellung ihrer Längsachsen weniger deutlich auf und liegen nicht so dicht beisammen wie die ersteren.

Diese Zellmasse zeigt also ein ganz ähnliches Verhalten zu dem Nierengange, wie das bei den jüngeren Embryonen beschriebene nephrogene Gewebe zu dem Wolff'schen Gange. Dass diese Zellmasse in der That auch aus jenem Gewebe hervorgegangen ist, wird aus dem unten Angeführten hervorgehen. Sie erstreckt sich auch ventralwärts der medialen Wand des Nierenganges entlang, von dieser durch ein kleines Gefäß getrennt.

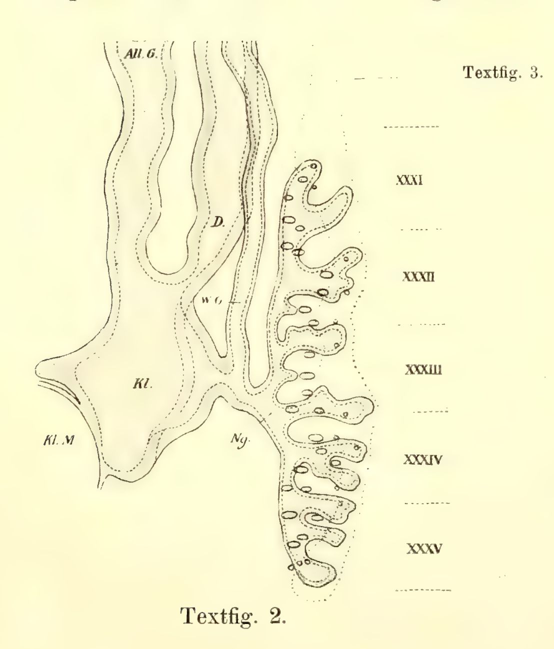
An der Textfigur ist die Grenze dieser Zellmasse — die wir auch hier als das nephrogene Gewebe bezeichnen werden — so weit dieselbe sich bestimmen lässt, durch Punktirung angemerkt, und, wie aus der Figur hervorgeht, erstreckt sich dieselbe sowohl nach oben wie nach unten dem Nierengange entlang in der ganzen Ausdehnung des letzteren. Nach unten zu, eine kurze Strecke unterhalb der Stelle, wo der Nierengang endet, hört das nephrogene Gewebe auf.

In Fig. 25, die einen Schnitt durch die Mitte des 32. Segmentes darstellt, nimmt das nephrogene Gewebe der beiden Körperhälften den größten Raum der Partie ein, welche zwischen der Aorta, die hier die Arteriae iliac. commun. abgiebt, dorsalwärts, den Venae cardinales poster. und den Wolff'schen Gängen lateralwärts und der Kloake (*Kl.*) ventralwärts gelegen ist. Von einander sind die zwei Zellmassen in der Mittellinie durch mehr lockeres Gewebe getrennt. Ventralwärts nähern sich die Zellmassen der beiden Körperhälften

und ziehen sich dann dorsal- und lateralwärts gegen die Wände der Kardinalvenen hin. Von dem Wolff'schen Gange ist die Zellmasse durch ein helles, gefäßreiches Bindegewebe getrennt. Die Zellen liegen in dieser Region nicht so dicht wie da, wo sie die Wand des Nierenganges umgeben, und die Grenzen der Zellmasse gegen das umliegende Gewebe sind nicht scharf.

An Dichte und Breite etwas abnehmend erstreckt sich dann das nephrogene Gewebe weiter durch die craniale Hälfte des 32. Segmentes und das ganze 31. in das 30. hinein. Wo die Urnierenkanälchen auftreten, wird die ventrale Partie der Zellmasse allmählich dünner und verliert sich in das medial von den Kanälchen gelegene Bindegewebe, die dorsale Partie der Zellmasse setzt sich aber als ein selbständiger, schwacher Zellstrang cranialwärts, dorsal von den Kanälchen, noch ein Stück weiter fort.

In Fig. 24 ist das erste Urnierenkanälchen, das mit dem Wolff-schen Gange in offener Kommunikation steht, abgebildet. Seine Lage entspricht der Mitte des 30. Segmentes. Dorsalwärts von diesem Kanälchen ist noch eine Fortsetzung des nephrogenen Gewebes (*neph. G*) sichtbar, welche noch im 28. Segmente nachweisbar ist. Im 31. Segmente kommt auf der rechten Seite des Embryo kein Urnierenkanälchen vor. Das letzte Kanälchen, welches auf dieser Seite auftritt, entspricht, was seine Lage betrifft, dem in Fig. 24 von der linken Körperhälfte wiedergegebenen. Diese beiden Kanälchen stehen mit dem Wolff'schen Gange in Verbindung. Auf der linken Seite kommen noch zwei jüngere Urnierenkanälchenanlagen vor. Das caudale dieser zwei, welches dem 31. Segmente gehört, besitzt eine langgestreckte, cylindrische Form und liegt mit ihrem lateralen Fortsatz der Wand des Wolff'schen Ganges dicht an.



Textfig. 2.

Textfig. 3.

Textfig. 2 — eine Profilkonstruktion nach einer Querschnittserie durch einen 2 cm langen Embryo — giebt einen Überblick über die Form der Nierenanlage. In diesem Stadium ist sowohl der craniale, wie der caudale Schenkel des Nierenganges in die Länge gewachsen, und von diesen ziehen mehrere parallel verlaufende Seitenäste in lateralwärts konvexen Bogen in dorsaler Richtung; einzelne von den letzteren theilen sich wieder in kurze Nebenäste. Zwischen diesen Seitenästen weist der Nierengang einen ovalen oder rundlichen Querschnitt auf; der unterste Theil des oberen Schenkels besitzt besonders unmittelbar oberhalb seines Überganges in den kurzen Ureter eine drehrunde Gestalt.

Die Seitenäste des Nierenganges — die Nierengangäste — umgreifen von außen das nephrogene Gewebe, welches sich hier recht verändert hat im Gegensatz zu dem bei dem jüngeren Embryo geschilderten Verhalten. In dem ventralen Theile des nephrogenen Gewebes treffen wir auf Bläschen und Kanälchen, zwischen diesen beiden dichtes Bindegewebe. Sein dorsaler Theil verhält sich aber zu den Nierengangästen, wie bei dem jüngeren Embryo zu dem Nierengange selbst. Eben so wenig wie da finden wir das nephrogene Gewebe auf der lateralen Seite des Nierenganges und seiner Seitenäste.

Die in der ventralen Partie des nephrogenen Gewebes gelegenen Bläschen und Kanälchen stehen, was die überwiegende Mehrzahl betrifft, in gar keiner Verbindung mit den Nierengangästen. Diese Bläschen bilden, wie eine genauere Untersuchung lehrt, die Anlagen der Harnkanälchen der bleibenden Niere. Was den Entwicklungsgrad derselben betrifft, so treffen wir in der ventralen Partie der Nierenanlage die am weitesten entwickelten, in der dorsalen Partie die jüngsten Anlagen. Ein Verhalten, welches man an der Textfig. 2, wo die Harnkanälchenanlagen nach ihrer Größe durch verschieden weite Ringe eingezeichnet sind, angedeutet finden wird.

An der Hand einer Reihe von Abbildungen werden wir dann die erste Entwickelung der Harnkanälchen genauer verfolgen.

An dem der Fig. 14 zu Grunde liegenden Präparate ist einer der transversalen Nierengangäste (*Nga*) durchschnitten. An seiner medialen Seite ist ventralwärts ein schon ziemlich entwickeltes Harnkanälchen getroffen, während die dorso-mediale Partie des Nierengangastes von dem nephrogenen Gewebe (*neph.G*) umgeben wird. An diesem lässt sich eine ventrale Portion und eine dorsale unterscheiden. In der ersteren liegen die Zellen dichter beisammen und weisen, was der

Nachbarschnitt deutlicher hervortreten lässt, Andeutung zu einer radiären Anordnung auf. Dieser dichtere Theil des nephrogenen Gewebes besitzt gegen das ventral gelegene hellere und nicht so zellenreiche Bindegewebe scharfe Grenzen, während er in dorsaler Richtung mit dem hier gelegenen Theile des nephrogenen Gewebes in Zusammenhang steht. Diejenigen Zellen des letzteren, welche dem Nierengangaste am nächsten liegen, zeigen eine mit den Zellen seiner Wand koncentrische Anordnung.

Die weitere Entwicklung des Harnkanälchens aus einer solchen Anlage geht nun in der Weise vor sich, dass der ventrale, dichtere Theil des nephrogenen Gewebes sich mehr und mehr von dem dorsalen abgrenzt und nur mit seiner medio-dorsalen Spitze mit demselben in Verbindung bleibt. Die radiäre Anordnung der Zellen tritt deutlicher hervor, und die Zellen ordnen sich zu einer einschichtigen Epithelblase an, die ein Lumen umschließt. In dieser Weise entsteht eine Kanälchenanlage, die gleich der in Fig. 15 dargestellten ist. Die dorsale Wand dieser Anlage ist ungefähr gerade, während die ventrale Wand leicht gebogen ist. Wo die dorsale Wand und die mediale Hälfte der ventralen Wand in einander übergehen, setzt sich die Anlage in das nephrogene Gewebe fort.

Ein weiter entwickeltes Stadium ist in Fig. 16 (von der anderen Körperhälfte) gezeichnet. Die Epithelblase ist hier größer, als im zuletzt beschriebenen. Dort, wo die dorsale und ventrale Wand zusammenstoßen, ist die Grenze gegen das nephrogene Gewebe nicht scharf. Lateralwärts und ein wenig ventralwärts springt die Wand des Bläschens gegen den Nierengang (*Ng*) in Form eines soliden Fortsatzes vor.

Mit Rücksicht auf den alten Streit über die Entstehung der Harnkanälchen aus den Ästen des Nierenganges oder unabhängig von diesen, sind der dem in Fig. 16 wiedergegebenen Präparate vorausgehende (Fig. 17) und nachfolgende (Fig. 18) Schnitt gezeichnet. An beiden letzteren Schnitten ist die Kanälchenanlage tangential getroffen. Es geht aus diesen drei Präparaten mit aller Deutlichkeit hervor, dass die Anlage des Harnkanälchens hier — wie immer in diesem Stadium — von dem Nierengangaste scharf getrennt ist und an keiner Stelle mit dem letzteren in kontinuirlichem Zusammenhang steht.

Ein späteres Entwicklungsstadium ist dann in Fig. 19 abgebildet. Wir können hier an der Anlage eines Harnkanälchens einen medialen breiteren Theil — in der Figur ungefähr horizontal gestellt — von

einem lateralen, schlankeren — in der Figur vertikal gerichtet — unterscheiden, welcher der Wand des Nierenganges (*Ng*) anliegt; seine Zellen sind cylindrisch und gleich hoch.

Die dorsale Wand hat einen ungefähr geradlinigen Verlauf und besitzt cylindrische Zellen, die in der Mitte ihre größte Höhe erreichen. Dort, wo diese Wand in die mediale dünnere Partie der nach unten gewölbten ventralen Wand umbiegt, ist die Grenze der Kanälchenanlage noch immer nicht ganz scharf von dem anliegenden nephrogenen Gewebe getrennt.

Während der laterale Fortsatz der Kanälchenanlage gegen den Nierengang von cylindrischer Gestalt ist und in diesem Stadium einen rundlichen Querschnitt aufweist, ist der mediale Theil der Kanälchenanlage verbreitert und zeigt einen halbmondförmigen Querschnitt.

Die weitere Entwickelung geht nun in der Weise vor sich, dass die dorsale Wand in der Mitte der Anlage sich einfaltet, wodurch diese an einem Sagittalschnitte die Form eines liegenden **S** bekommt (vgl. Fig. 20) und mit einem plump gestalteten Schöpflöffel, dessen Griff (der laterale Fortsatz) gekrümmt ist, sich vergleichen lässt.

Das Kanälchen nimmt dann im weiteren Verlaufe der Entwicklung an Größe zu und schlängelt sich mehr (vgl. Fig. 21). Der Unterschied zwischen dem medialen verbreiterten Theile — der Anlage der Glomeruluskapsel — und dem lateralen — der Anlage der geschlängelten Kanälchen — wird deutlicher. In diesem Entwicklungsstadium steht der laterale Fortsatz noch nicht mit dem Nierengangaste in Verbindung. An der Stelle aber, die dem Centrum des Endtheiles des ersteren entspricht (diese Stelle liegt in einer Ebene, die etwas unter der der Tafel gelegen ist — vgl. Fig. 21), ist die Wand des Nierengangastes von dem Fortsatz der Kanälchenanlage etwas eingewölbt, und die Zellen der beiden Wände weisen ein gegenseitiges Verhalten auf, das demjenigen entspricht, das früher für die Urnierenkanälchen und den WOLFF'schen Gang beschrieben wurde (vgl. Fig. 10 und 12).

Das letzte Stadium in der Entwicklung der Harnkanälchen, welches hier beschrieben werden soll, ist in den Fig. 22 und 23 gezeichnet. Es entstammt nicht derselben Serie wie die übrigen, früher beschriebenen, sondern einer Querschnittserie durch einen 2,4 cm langen Embryo. Ähnliche Bilder findet man auch in geringerer Zahl bei dem 2 cm langen vor. Die betreffenden Schnitte sind aber in Folge der weniger glücklichen Schnittführung für eine Abbildung nicht geeignet.

Dieses junge Harnkanälchen ist viel schlanker als die früher beschriebenen. Der cylindrische Kanälchentheil hat, mit dem nächst jüngeren Stadium (vgl. Fig. 21) verglichen, sehr stark an Länge zugenommen, und sein Verlauf ist mehr geschlängelt. Sein laterales Ende steht hier mit dem Nierengangaste in offener Verbindung. Diese Stelle findet man in Fig. 23 angedeutet, ist aber ganz deutlich erst an dem nächsten Schnitte, in einer Ebene, die dem Beobachter der Fig. 23 etwas näher liegt als die der Tafel. Von dieser Stelle ab verläuft das Kanälchen in dorsaler Richtung und etwas caudalwärts gebogen, so dass die Kontouren des Kanälchens an diesem Präparate (Fig. 23) undeutlich werden und erst an dem nach hinten unmittelbar folgenden (Fig. 22) wieder hervortreten. Dann krümmt sich das Kanälchen ventralwärts und gleich nachher lateralwärts. Zu derselben Zeit biegt sich aber das Kanälchen in cranialer Richtung, was deutlich aus den zwei Figuren hervorgeht. Nach der Krümmung in lateraler Richtung folgt wieder eine in ventraler, und das cylindrische Kanälchenstück geht dann in den tellerförmig verbreiterten Endtheil über.

Die Wand dieses geschlängelten Kanälchens besteht aus einem einschichtigen cylindrischen Epithel, welches gegen die Mündung in den Nierengangast kubisch wird. Das Lumen des Kanälchens weist eine Erweiterung in dem horizontalen Mittelstücke auf (vgl. Fig. 23); eben in dieser Partie besitzt auch die Wand des Kanälchens ihre höchsten Zellen.

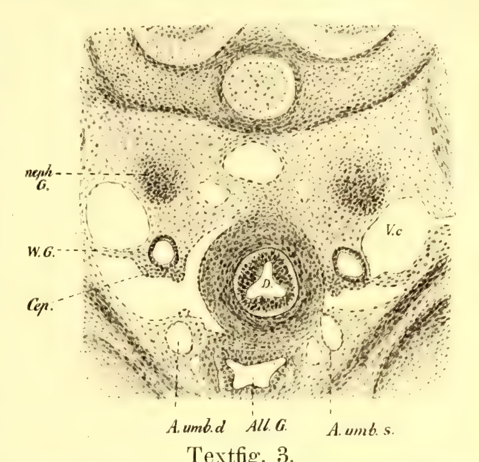
Die Zellen der oberen ins Lumen eingewölbten Wand des verbreiterten Endstückes sind kubisch, während diejenigen der unteren Wand mehr platt sind und wie Endothelzellen aussehen. Aus den ersterwähnten Zellen geht das innere Blatt der Glomeruluskapsel oder das Knäuelepithel hervor, während die letzterwähnten das äußere Blatt der Kapsel bilden.

Gefäße sind noch nicht in der Höhle der Schale zu sehen.

Distalwärts erstreckt sich bei diesem Embryo (vgl. Textfig. 2) der Nierengang bis etwa an die hintere Grenze des 35. Segmentes; an dieser Stelle hört auch das nephrogene Gewebe auf. Cranialwärts reicht der Nierengang bis an die Mitte des 31. Segmentes (bei dem 1,6 cm langen Embryo bis an die Grenze zwischen dem 33. und 32. Segmente). Von dieser Stelle an erstreckt sich das nephrogene Gewebe als ein zusammenhängender, an Querschnitten runder Zellstrang cranialwärts durch die obere Hälfte des 31. Segmentes in

das 30. hinein. Der Strang (vgl. Textfig. 3) ist an der medialen Seite der Vena cardinalis (*V.c*) und dorsal von dem WOLFF'schen Gange (*W.G*) gelegen. Von dem letzteren und dem entsprechenden Strange der anderen Körperhälfte ist er durch lockeres Bindegewebe, von welchem er sich durch seine stärkere Färbung stark abhebt, getrennt.

Der Strang bildet, wie man aus einem Vergleich der Profilkonstruktion in Textfig. 2 mit den Querschnittsbildern (siehe Fig. 14, 15, 16, 21) ersieht, die direkte craniale Fortsetzung der dorsalen jungen Harnkanälchenanlagen und des zwischen denselben gelegenen unveränderten nephrogenen Gewebes.



Textfig. 3.
Lacerta-Embryo 2 cm. Querschnitt durch die Mitte des 30. Segmentes. Vergr. 50.

Die Querschnittserie, die mir zur Verfügung stand, ging nur bis zum cranialen Theile des 30. Segmentes (der vordere Theil des Embryo war sagittal geschnitten), so dass ich nicht anzugeben vermag, wie weit proximalwärts sich das nephrogene Gewebe hier erstreckt. Nach der Abnahme an Mächtigkeit im 30. Segmente zu schließen, hat es den Anschein, als ob es bald ganz aufhören würde. Bis an den cranialen Theil des 30. Segmentes ist kein Urnierenkanälchen getroffen.

Bei einem 2,4 cm langen Embryo hat die Nierenanlage wesentlich dasselbe Aussehen wie bei dem 2 cm langen. Gewisse Unterschiede sind jedoch da.

Während das nephrogene Gewebe bei dem nächst jüngeren Embryo an der dorso-medialen, hauptsächlich medialen Seite der Nierengangäste vorhanden war, erstreckt es sich bei diesem älteren Embryo in der Mittelpartie der Niere auch zwischen diesen Ästen zu deren lateralen Seiten hin. In diesem Theile des nephrogenen Gewebes sind noch keine Kanälchenanlagen zu sehen, dagegen treten an mehreren Stellen aus den dorsal verlaufenden Nierengangästen kurze Nebenäste in dieses hinein. Wie man von vorn herein erwarten darf, ist die Zahl der Harnkanälchenanlagen bei diesem Embryo eine größere als bei dem nächst jüngeren, ferner ist ihre Entwicklung auch weiter vorgeschritten.

In Fig. 29 ist ein Schnitt durch die Nierenanlage eines 2,9 cm langen Embryo wiedergegeben. Der Ureter (*U*) mündet hier in die Kloake (*Kl*) kurz distal von der Einmündungsstelle des Wolffschen Ganges. An der linken Seite der Figur ist ein dorsal verlaufender Nierengangast (*Nga*) und ein in denselben ausmündendes Harnkanälchen (*Hka*) getroffen. Die medialen Partien der zwei Nierenanlagen werden von durchschnittenen Harnkanälchen eingenommen, während das nephrogene Gewebe (*neph. G*) — besonders deutlich auf der rechten Seite der Figur zu sehen — in halbmondförmiger Gestalt die lateralen Partien derselben einnimmt. In diesen lateralen Theilen der Nieren geht die Bildung der neuen Harnkanälchen vor sich in der oben genauer beschriebenen Weise. Die jungen Kanälchenanlagen unterscheiden sich durch ihre intensivere Färbung von den älteren, deren geschlängelte Kanälchen Zellen mit einem helleren Protoplasma besitzen.

Die Menge der Harnkanälchen ist an dem der Fig. 29 zu Grunde liegenden Schnitte eine verhältnismäßig geringe, nach beiden Seiten, sowohl nach oben wie nach unten zu, ist die Zahl derselben eine größere und die beiden Nierenanlagen berühren einander in der Mittellinie. Weiter proximal- und distalwärts werden dann die Nierenanlagen wieder schmäler und rücken von der Mittellinie weg. In caudaler Richtung erstreckt sich die Nierenanlage mit ihren Kanälchen bis an die hintere Grenze des 35. Segmentes, also genau so weit wie bei dem 2 cm langen Embryo.

In cranialer Richtung erstreckt sich die Niere durch das 33., 32., 31. Segment in das 30. hinein. Je weiter nach oben die Nierenanlage gelangt, desto mehr entfernt sich dieselbe von dem Wolffschen Gange, indem ihre ventrale Partie immer mehr an Ausbreitung abnimmt.

In der Mitte des 30. Segmentes treffen wir auf das erste Urnierenkanälchen, welches durch seine Verbindung mit dem Wolffschen Gange und seine helle Farbe sich ganz scharf von den dorsal gelegenen, dunkel gefärbten Kanälchenanlagen der bleibenden Niere unterscheidet.

Ein Schnitt durch das 30. Segment kurz cranialwärts von seiner Mitte ist in Fig. 30 dargestellt. Das gegenseitige Verhalten des distalen Urnierentheiles und des proximalen Theiles der bleibenden Niere geht aus dieser Figur recht deutlich hervor.

Noch weiter in cranialer Richtung als dieser Schnitt gelegen ist, sind keine Kanälchenanlagen in der bleibenden Niere gebildet, jedoch

erstreckt sich das nephrogene Gewebe noch ein Stück weiter als ein dunkel gefärbter, an Querschnitten runder Zellstrang dorsal von der Urniere cranialwärts, wird dann aber allmählich dünner und verliert sich in dem umliegenden Gewebe.

Im Anschluss an die Beschreibung der ersten Nierenentwicklung bei *Lacerta agilis* soll hier in aller Kürze auch ein Embryo von *L. vivipara*, der 2 cm lang war, Erwähnung finden.

Wie aus Fig. 31 — einem Längsschnitte durch diesen Embryo — hervorgeht, liegt die bleibende Niere, die durch ihre dunklere Färbung, sowohl ihrer epithelialen wie bindegewebigen Elemente, sich von dem umliegenden Gewebe deutlich unterscheidet, in der direkten caudalen Verlängerung der Urniere. Nehmen wir an, dass die Einmündung des WOLFF'schen Ganges in die Kloake im 33. Segmente stattfindet, so fällt die Grenze zwischen bleibender Niere und Urniere an dem in Fig. 31 gezeichneten Präparate genau zwischen das 31. und 30. Segment, indem das erstere der bleibenden Niere gehört und das letztere der Urniere. Wie die Serie zeigt, nimmt die Urniere im 30. Segmente nicht sehr an Breite ab. Die Nierenanlage setzt sich in cranialer Richtung ein kurzes Stück als ein nach hinten von der Urniere gelegener Zellstrang weiter fort und verliert sich dann in das hier gelegene Bindegewebe. Was die Verzweigung des Nierenganges bei diesem Embryo betrifft, so stimmt dieselbe mit der für *L. agilis* beschriebenen überein.

Frühere Untersuchungen über die Nierenentwicklung der Reptilien.

Im Anschluss an meine eigenen Untersuchungen sollen jetzt diejenigen anderer Autoren eine kurze Erwähnung finden.

Von der ältesten Litteratur über die Nierenentwicklung der Reptilien, die eigentlich nur Angaben über die äußeren Formverhältnisse dieser Organe bringt, sehe ich hier ganz ab und verweise auf die Litteraturübersicht, die BRAUN (V, 1878) in seiner Arbeit gegeben hat.

Über die Nierenentwicklung bei Schlangen berichtet RATHKE (XLIV, 1832), dass die Nieren später entstehen, als »die falschen«. Sie kommen oberhalb der »falschen« zum Vorschein und liegen dann nahe der Kloake zwischen jenen Eingeweiden und der Rückenwand der Bauchhöhle. »Woher sie aber ihren Ursprung nehmen, kann ich nicht mit Gewissheit angeben, vielleicht wachsen sie aus den falschen Nieren hervor, wenigstens sind sie mit diesen anfänglich fest verklebt« (p. 28). Auch die Nieren der Eidechsen scheinen aus den falschen ihren Ursprung zu nehmen (p. 39).

Leydig (XXXIII, 1872) hat mit Rücksicht auf die Frage, woher die bleibenden Nieren stammen, einige Untersuchungen an Embryonen von *L. agilis* und *L. vivipara* angestellt. »Beim noch ganz unpigmentirten Fötus von *L. agilis* sieht man, wie am hinteren Ende des Ausführungsganges vom Wolff'schen Körper, nachdem die eigentlichen Querkanäle der Urnieren unter Zuspitzung des ganzen Drüsenkörpers aufgehört, neue Kanälchen sprossen und damit die Anlage der bleibenden Nieren bilden.« Durch Wucherung der Kanälchen vergrößert sich dann später der Drüsenkörper (p. 127—128).

Die Resultate seiner ausgedehnten und werthvollen Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Reptilien fasst Braun (IV, 1877; V, 1878), was die bleibende Niere betrifft, folgendermaßen zusammen: »Die bleibende Niere entwickelt sich aus einem soliden Zellkörper, in welchen vom hinteren Ende des Wolff'schen Ganges und zwar von dessen dorsaler Wandung der Harnleiter einwächst. Dieser entsendet medial eine Reihe sich später verästelnder Kanälchen, die Sammelgänge der Niere; ob Nierenkanälchen selbständig aus dem Nierenzellenstrange entstehen, konnte mit Sicherheit nicht erwiesen werden; die Malpighi'schen Körperchen bilden sich aus rundlichen Blasen, die in einer Längsreihe angeordnet sind und ihren Ursprung aus dem Nierenzellenstrang nehmen. Die Zellen dieses scheinen insgesammt von den Peritonealzellen abzustammen, die nach hinten von der ausgebildeten Urniere in Form von unregelmäßigen Knospen in das Mesoderm einwuchern und sich dann zu einem Strange vereinigen, womit die bleibende Niere nur ein hinterer, verspätet auftretender Rest der Segmentalorgane wäre« (IV, 1877, p. 12). Die genauere Entwicklung der Harnkanälchen hat Braun nicht verfolgt.

Braun hat also ganz richtig erkannt, dass die Harnkanälchenanlagen nicht aus dem Nierengange und seinen Ästen hervorsprossen, sondern von diesen getrennt aus einem besonderen Muttergewebe entstehen, welches Braun als Nierenzellenstrang bezeichnet. Dieser ist mit der von uns oben als nephrogenes Gewebe bezeichneten Zellmasse identisch. Dass dieser Strang, wie Braun meint, als eine Wucherung des Peritonealepithels entsteht, ist, wie meine Untersuchungen gelehrt haben, nicht richtig; aus der späteren Übersicht über die Nierenentwicklung der Sauropsiden werden wir aber verstehen können, welche thatsächlichen Verhältnisse Braun zu dieser Annahme geführt haben.

Ganz so wie Braun schildert auch Hoffmann (XXIII, 1889) die

erste Anlage der bleibenden Niere bei *Lacerta*. Über die Entstehung des BRAUN'schen Nierenzellenstranges äußert sich der Verfasser folgendermaßen: »Mir hat es den Eindruck gemacht, als ob diese Zellmasse aus ventralen Verlängerungen der Somiten entsteht, aber mit Bestimmtheit kann ich dies noch nicht sagen, um so weniger als dieses Nierenblastem nach allen Seiten hin sehr wenig scharf begrenzt ist und sich eigentlich nur als eine Verdichtung des an den betreffenden Stellen gelegenen noch indifferenten Mesoblastgewebes zeigt. In diesem Blastem wachsen nun sprossenförmige Verlängerungen des Harnleiters, die Anlagen der Sammelröhren, welche sich, wie es scheint, unmittelbar aus den Zellen dieses Blastems herausbilden; man findet nämlich, dass die schon deutlich aus regelmäßig an einander gereihten Epithelzellen bestehenden peripherischen Enden dieser Röhrchen ganz unmerkbar in dasselbe übergehen« (p. 290). Diese, wie der Verfasser selbst sagt, »höchst fragmentarische Mittheilung« wird von keinen Abbildungen begleitet. »Der Eindruck« des Verfassers, dass das nephrogene Gewebe aus ventralen Verlängerungen der Somiten entsteht, hat sich zum Theil als richtig erwiesen, dagegen steht die Beschreibung über die weitere Entwicklung der Niere, wie man sieht, der Arbeit von BRAUN an Klarheit und Richtigkeit nach.

Nach seinen bei *Crocodilus biporcatus* und *Chelone midas* angestellten Untersuchungen (LXI, 1890) ist WIEDERSHEIM zu folgenden Resultaten gekommen: »Der Urnierengang treibt an seinem hintersten, in die Kloake sich einsenkenden Ende einen hohlen Spross, welcher, ventral- und etwas lateralwärts von der Aorta liegend, ziemlich rasch nach vorn (gegen den Kopf zu) wächst. Das umgebende Mesoblastgewebe proliferirt in seiner Umgebung und wird bald reichlicher vascularisirt. Erst nachdem jenes auswachsende Hohlgebilde, welches nichts Anderes ist als der Ureter, d. h. der Harnleiter der definitiven Niere, eine ziemlich beträchtliche Länge gewonnen hat, kommt es im Bereich des hintersten Urnierenendes ebenfalls zur Sprossenbildung. Die Anfangs soliden, später aber sich höhlenden Zellstränge treffen auf Seitenkanäle, die späteren ‚Sammelgänge', welche vom Ureter entgegenzuwachsen scheinen, und nachdem sich beide Gebilde erreicht haben, kommt es zum sekundären Durchbruch in den Ureter. Daraus erhellt, dass die erste Anlage der drüsigen, secernirenden Nierenelemente durch einen Anstoß von der Urniere, nicht aber vom Metanephrosgang, vom Ureter aus, erfolgt. Urniere und bleibende Niere sind also — im Grunde genommen — ein und dasselbe, und

dies gilt auch für die MALPIGHI'schen Körper beider Systeme. Hier wie dort handelt es sich um Cölomderivate« (LXII, 1893, p. 539—540). Betreffend die an der medialen Seite des Nierenganges befindliche Zellmasse, welche in der vorliegenden Arbeit als nephrogenes Gewebe bezeichnet wird und an den Fig. 21 und 23 in der Originalarbeit von WIEDERSHEIM mit *MtB* angedeutet ist, sagt der Verfasser: dass dieselbe »sich durch eine intensivere Färbung deutlich von der Nachbarschaft abgrenzt; die betreffenden zelligen Elemente zeigen eine koncentrische Schichtung, unterscheiden sich aber formell keineswegs von den übrigen Zellen des umgebenden Mesoblasts. Dieser wuchernden Zellmasse begegnet man bekanntlich auch bei den Embryonen anderer Amnioten, allein es wäre nicht korrekt, dieselbe als ‚Metanephrosblastem' zu bezeichnen, da dieselbe mit der Entstehung der rein drüsigen Theile der Niere nichts zu schaffen hat und offenbar nur dafür bestimmt ist, die bindegewebige Zwischensubstanz, die Gefäßscheiden etc. des Organs zu liefern« (LXI, 1890, p. 446).

Die letzte Arbeit über die Nierenentwicklung der Reptilien — von E. GREGORY (XVII, 1900) — stützt sich auch auf Untersuchungen, welche an Schildkröten angestellt wurden. Die Verfasserin kommt hier zu folgenden Resultaten:

1) Der Metanephros entsteht an derjenigen Stelle, wo der Ureter sich vom WOLFF'schen Gange abzweigt, und in dem Blastem, welches den ersteren umgiebt.

2) Abgesehen von dieser Stelle, wo sich das Meso- und Metanephrosblastem vereinigen, und vielleicht abgesehen von einzelnen Zellen des Mesonephrosblastems, entsteht die bleibende Niere in voller Unabhängigkeit von der Urniere.

3) Die Harnkanälchen der bleibenden Niere entstehen unabhängig in demjenigen Blastem, welches den Ureter umgiebt — und vielleicht auch als Ausstülpungen desselben.

4) Die Urniere und bleibende Niere sind also heterodyname, nicht homodyname Organe (p. 698—701).

Trotzdem der Verfasserin ein sehr reiches Material zur Verfügung stand, bekommt man leider keine Aufklärung über die Entstehungsweise des nephrogenen Gewebes und leider auch keine Angaben über die Entwicklung der Harnkanälchen der bleibenden Niere. Vergebens sucht man in der Arbeit die Begründung des oben angeführten Satzes, dass die Urniere und die Nachniere, deren »Blasteme« nach hinten in einander übergehen und vielleicht auch sonst Zellen einander abgeben, als heterodyname Organe zu betrachten sind.

II. Vögel.

Das nephrogene Gewebe, seine Entstehung und sein Verhalten bis zum Auftreten des Nierenganges.

Bei der Beschreibung der Entstehung des nephrogenen Gewebes des Huhnes erscheint es vortheilhaft, in der Entwicklung bis zu einem Stadium zurückzugehen, in welchem der Embryo 25 Urwirbel besitzt. Es genügt, bei diesem nur das letzte Segment zu betrachten.

Unter der Chorda breitet sich das Entoderm horizontal aus; an der medio-ventralen Wand der primitiven Aorta biegt sich dasselbe unter der Bildung eines stumpfen Winkels in ventraler und lateraler Richtung um, um bald nachher wieder einen horizontalen Verlauf anzunehmen. An der lateralen Seite der Medulla ist der Urwirbel gelegen. Dieser besteht aus einem epithelialen Mantel, welcher durch die Mittelplatte mit den Seitenplatten verbunden wird. Während diese letzteren sich in horizontaler Richtung über die eben so horizontal verlaufende Partie des Entoderms ausbreiten, zeigt die Mittelplatte einen in ventraler und lateraler Richtung gehenden Verlauf. An der medio-ventralen Seite der Mittelplatte ist die primitive Aorta, auf der dorso-lateralen der Wolff'sche Gang gelegen. Der Epithelmantel des Urwirbels, welcher einen Kern umschließt, setzt sich nach unten in die Mittelplatte fort, die aus zwei Zellreihen besteht, einer lateralen, welche die Fortsetzung der lateralen Urwirbellamelle, und einer medialen, welche die Fortsetzung der medialen Urwirbellamelle bildet.

Nach oben zu, wo der Urwirbel in die Mittelplatte übergeht, ist die letztere am breitesten, nach unten und außen zu wird dieselbe schmäler, ihre Zellreihen verlaufen hier einander parallel und gehen endlich in die Seitenplatten über: die laterale Zellreihe in das parietale, die mediale in das viscerale Blatt der letzteren. An der Übergangsstelle weist das Cölom eine kleine, nach innen und oben gegen den Urwirbel gerichtete Ausbuchtung auf. In der Verlängerung dieser Ausbuchtung bemerkt man an einzelnen Schnitten zwischen den zwei Zellreihen der Mittelplatte einen lichten Streifen. Sowohl dieser letztere wie die Ausbuchtung des Cöloms sind an der linken Seite dieses Segmentes etwas deutlicher hervortretend als auf der rechten.

Nachdem das Verhalten der Mittelplatte bei dem Embryo mit 25 Urwirbeln erwähnt worden ist, wollen wir zu der Betrachtung eines Embryo mit 31 Urwirbeln übergehen. In Fig. 32 ist ein Querschnitt durch das 30. Segment desselben wiedergegeben. An

der linken Seite der Medulla bemerkt man den Urwirbel, welcher durch die Mittelplatte (*Mp*) mit den Seitenplatten verbunden wird. Dieser Zusammenhang der Mittelplatte mit dem Urwirbel und den Seitenplatten ist aber nicht so deutlich wie bei dem jüngeren Embryo. Da wo die Mittelplatte sich nach aufwärts der medio-ventralen Urwirbellamelle anschließt, hat die letztere ihren epithelialen Charakter verloren und lässt sich von den Zellen des Urwirbelkernes nicht scharf unterscheiden. Auch die Verbindung zwischen der lateralen Urwirbellamelle und der Mittelplatte ist keine sehr deutliche; selbst wenn man wohl an der Anordnung der Zellen dieser Stelle einen Zusammenhang ahnen kann, so lässt sich doch andererseits dort, wo die Mitose nach oben und außen gelegen ist, eine gewisse Grenze zwischen den beiden nicht verkennen.

Nach unten zu bemerkt man keinen eigentlichen Übergang der Zellreihen der Mittelplatte in das Epithel der Seitenplatten (*Cep*), der untere Theil der ersteren dagegen scheint vielmehr wie in das letztere eingekeilt.

Die Mittelplatte besitzt eine größere Breite als in dem früheren Stadium, während die Anordnung ihrer Zellen nicht mehr so regelmäßig erscheint. Bis zu einem gewissen Grade ist die Anordnung der Zellen der lateralen Partie die gleiche wie bei dem jüngeren Embryo, nämlich eine Fortsetzung der Zellrichtung der lateralen Urwirbellamelle; dagegen macht sich in der medialen Partie die Unregelmäßigkeit mehr geltend. Diese Zunahme an Breite und Verschiebung der ursprünglichen Anordnung der Zellen ist — wie das Studium der Zwischenstadien lehrt — durch eine Vermehrung der Zellen der Mittelplatte selbst und auch dadurch, dass sich von der ventro-medialen Urwirbellamelle Zellen zwischen die ursprüngliche Mittelplatte und die Wand der primitiven Aorta nach unten geschoben haben, bedingt; diese letzteren Zellen gehen ventralwärts in das zwischen Cölomepithel, Aorta und Entoderm gelegene Mesodermgewebe über.

Lateralwärts von der Mittelplatte, derselben dicht anliegend, ist der Wolff'sche Gang (*W.G*) getroffen. Seine Wand besteht aus cylindrischen Zellen mit großen Kernen und einem hellen, feinkörnigen Protoplasma. Sein Lumen ist etwas excentrisch gelegen.

Im 31. Segmente desselben Embryo begegnen uns Verhältnisse, welche die vom 30. Segmente geschilderten näher mit denjenigen des jungen Embryo mit 25 Urwirbeln verknüpfen. Der Zusammenhang zwischen der Mittelplatte und dem Urwirbel ist hier viel inniger als

im 30. Segmente und man kann, was besonders deutlich auf der linken Seite zu sehen ist, noch die ursprünglichen zwei Zellreihen in der Mittelplatte unterscheiden. Der Zusammenhang der letzteren mit dem Cölomepithel ventralwärts gestaltet sich auf den beiden Seiten etwas verschieden. Auf der linken Seite ist dieser nicht deutlicher wahrnehmbar als im 30. Segmente. Auf der rechten Seite aber sind die Verhältnisse eigenartiger, indem das Cölom der Mitte des Segmentes entsprechend eine ganz cirkumskripte, cylindrische Ausbuchtung seiner Wand aufweist. Mit der Wand dieser Ausbuchtung steht nun die Mittelplatte in der Weise in Zusammenhang, dass man hier keine Grenze zwischen den Zellen der ersteren und denjenigen der letzteren ziehen kann. Proximal- und distalwärts von dieser Ausbuchtung bemerkt man keinen anderen Zusammenhang zwischen den Zellen der Seitenplatten und denjenigen der Mittelplatte als auf der linken Seite.

Verfolgen wir nun die Serie in cranialer Richtung, so begegnen uns im 29. Segmente Verhältnisse, welche den im 30. geschilderten recht ähnlich sind. Auch hier erstreckt sich die Mittelplatte zwischen Urwirbel und Seitenplatten. Der Zusammenhang mit diesen beiden erscheint jedoch hier bedeutend lockerer. Die Zellen des in diesem Segmente etwas größeren Urwirbelkernes besitzen ein helleres Aussehen als in dem dahinter liegenden Segmente, was damit zusammenhängt, dass seine Zellen nicht mehr so dicht gedrängt liegen, und das Protoplasma derselben mehr ausgebreitet ist. Ganz dasselbe helle Aussehen zeigt nun auch der dem Urwirbel am nächsten liegende Theil der Mittelplatte, indem die Zellen hier weiter aus einander liegen als in ihrer ventralen Partie.

Ein ähnliches Verhalten der Mittelplatte finden wir auch im 28. Segmente (vgl. Fig. 33). Hier weisen auch die aus der ventralsten Partie der Mittelplatte hervorgegangenen Zellen ein mehr lockeres Aussehen auf, sind den umliegenden Mesodermzellen ähnlich und heben sich von dem Cölomepithel deutlich ab. Die zwei helleren Partien der Mittelplatte — die dorsale und die ventrale — werden nun durch eine mediale, ähnlich aussehende, lockere Zone, welche sich von dem ventro-medialen Theil des Urwirbels die Aortenwand entlang nach unten schiebt, mit einander verbunden. Von diesem Gewebe hebt sich die mittlere Partie der Mittelplatte als ein an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges gelegenes stärker gefärbtes Zellhäufchen ab. Seine Grenzen gegen das umliegende Gewebe sind keine scharfen.

Dies Zellhäufchen stellt das nephrogene Gewebe dar und erstreckt sich an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges in cranialer Richtung als ein zusammenhängender Zellstrang, der nach hinten mit der Mittelplatte, wie oben geschildert, in Zusammenhang steht, durch das 27., 26., 25. Segment in das 24. hinein; hier treffen wir in diesem Zellstrange die erste Anlage eines Urnierenkanälchens in Form einer soliden Epithelkugel mit radiär gestellten Zellen; cranialwärts von dieser folgt eine Reihe von Kanälchenanlagen, welche, je weiter wir nach vorn gelangen, desto mehr in ihrem Entwicklungsgrade zunehmen.

An diese Stelle des Embryo gelangt, verlassen wir ihn und wenden uns zu einem etwas älteren mit 33 Urwirbeln; auch hier gehen wir in unserer Beschreibung von dem 30. Segmente aus (vgl. Fig. 34).

Alle Organe haben im Vergleiche mit dem jüngeren Embryo (Fig. 32) an Größe stark zugenommen, und die mediale Urwirbellamelle ist schon beinahe aufgelöst, während die laterale noch deutlich erhalten ist. Zwischen Urwirbel und Cölomepithel befindet sich an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges (*W.G*), von der primitiven Aorta (*p.A*) durch eine Zone helleren Gewebes getrennt, eine Zellmasse, welche sich durch ihre dicht an einander liegenden Zellen und dunklere Farbe von dem umliegenden Gewebe abhebt; diese Zellmasse erkennen wir wieder als das nephrogene Gewebe.

Die Ähnlichkeit zwischen den Verhältnissen im 30. Segmente dieses Embryo und denen im 28. Segmente des jüngeren mit 31 Urwirbeln (vgl. Fig. 33) ist ins Auge springend, und die Ableitung der vorliegenden Verhältnisse aus denen im 30. Segmente bei dem jüngeren (vgl. Fig. 32) lässt sich ganz in ähnlicher Weise durchführen, wie es damals für diejenigen im 28. Segmente bei jenem geschah. Das nephrogene Gewebe im vorliegenden Präparate besitzt eine etwas größere Ausdehnung als bei dem jüngeren im 28. Segmente. Diejenigen Zellen, welche der Wand des Wolff'schen Ganges am nächsten liegen, weisen dieselbe Anordnung ihrer Achsen auf, wie wir sie vom nephrogenen Gewebe von *Lacerta* kennen, nämlich eine Centrirung nach den Zellen der medialen Wand des Wolff'schen Ganges, eine Stellung der Zellen, die dieselben schon damals einnahmen, als sie einen Theil der Mittelplatte bildeten (vgl. Fig. 32).

Auch hier erstreckt sich nun das nephrogene Gewebe nach vorn zu als ein zusammenhängender Zellstrang an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges durch das 30., 29., 28., 27. und 26. Segment

in das 25. hinein, wo die erste Urnierenkanälchenanlage gelegen ist. Nach hinten zu zieht das nephrogene Gewebe unverändert durch die caudale Hälfte des 30. Segmentes, und das ganze 31. in das 32. hinein. In der caudalen Hälfte dieses Segmentes setzt sich dasselbe in die Mittelplatte fort, welche bald ihren Zusammenhang mit dem Epithel der sich stark verengenden Leibeshöhle aufgiebt. Im 33. Segmente, wo der WOLFF'sche Gang medial- und ventralwärts gegen die Wand der Kloake umbiegt und sich dieser anlegt, ohne dass jedoch die beiden Lumina mit einander verschmelzen, bildet die Mittelplatte die ventrale Verlängerung des Urwirbels an der medialen Seite des WOLFF'schen Ganges und geht hier caudal- und ventralwärts ohne scharfe Grenzen in das umliegende Mesodermgewebe über.

Die Verhältnisse, welche wir bei einem Embryo mit 36 Urwirbeln im 30. Segmente antreffen, sind von denen bei dem nächst jüngeren nicht sehr verschieden. Dem Cölomepithel sehr nahe befindet sich der WOLFF'sche Gang, dessen ovaler Querschnitt mit seiner Längsachse nach innen und ventralwärts gerichtet ist. Seine dorso-mediale Wand wird von dem nephrogenen Gewebe dicht bedeckt. Die Ausbreitung des letzteren wie die Anordnung seiner Zellen stimmen mit der für den jüngeren Embryo gegebenen Schilderung (vgl. Fig. 34) überein. Proximalwärts lässt sich das nephrogene Gewebe unverändert bis zum cranialen Ende des 28. Segmentes verfolgen, hier befindet sich in demselben die erste Urnierenkanälchenanlage. Distalwärts erstreckt sich der Strang durch die caudale Hälfte des 30. Segmentes, das ganze 31. und den größten Theil des 32. Im 33. Segmente, in dessen Anfang das Cölom verschwindet, und in dessen Mitte der WOLFF'sche Gang in die Kloake einmündet, kann man das nephrogene Gewebe vom umliegenden Mesodermgewebe nicht mehr deutlich unterscheiden; man sieht nur, dass die an der medialen Seite des WOLFF'schen Ganges sich befindlichen Zellen dichter liegen als die übrigen.

Vom 30. Segmente eines Embryo mit 38 Urwirbeln sehen wir in Fig. 35 einen Querschnitt vor uns. Dem Cölomepithel sehr nahe, und mit seiner lateralen Wand dasselbe fast berührend, befindet sich der WOLFF'sche Gang (*W.G*), an dessen dorso-medialer Seite ganz so wie bei den zwei nächst jüngeren Embryonen das nephrogene Gewebe (*neph.G*) gelegen ist; von diesem ist nur zu bemerken, dass seine am meisten ventralwärts gelegenen Zellen hier nicht mehr die früher beschriebene Anordnung zu der Wand des WOLFF'schen Ganges aufweisen. In cranialer Richtung zieht sich

nun das nephrogene Gewebe in das 28. Segment hinein, wo die erste Andeutung zu einer Urnierenkanälchenanlage in der ventralen Partie des Gewebes als eine kleine Zellkugel erscheint, welche dorsalwärts mit dem hier gelegenen unveränderten Theile des nephrogenen Gewebes zusammenhängt.

An seinem Verlauf von der Mitte des 30. bis zu der Mitte des 28. Segmentes ist der Strang, was Dicke und den Aneinanderschluss der Zellen betrifft, nicht überall ganz gleichmäßig, weist im Gegentheil in bestimmten Zwischenräumen Stellen auf, wo die Zahl der Zellen eine größere ist, und wo die Zellen auch dichter gedrängt sind, so dass das Gewebe sich hier intensiver färbt als an anderen Stellen, wo der Strang wieder dünner erscheint. In caudaler Richtung erstreckt sich das nephrogene Gewebe so wie bei dem nächst jüngeren Embryo durch die hintere Hälfte des 30. Segmentes, das 31. in das 32. hinein. Je weiter nach hinten man die Serie verfolgt, desto weniger scharf wird jenes von dem umliegenden Gewebe abgegrenzt. Hinter der Mitte des 32. Segmentes konnte ich bei diesem Embryo das nephrogene Gewebe in der vom Urwirbel ventralwärts an die mediale Seite des WOLFF'schen Ganges ziehenden Zellmasse nicht mehr mit Sicherheit erkennen. Ganz im Anfangstheil des 33. Segmentes mündet hier der WOLFF'sche Gang in die Kloake ein.

Da mein Hühnchen-Material jetzt eine geringe Lücke aufweist, werde ich entsprechende Stadien von Entenembryonen beschreiben. Um die Anknüpfung derselben an diejenigen von Hühnchen deutlicher zu machen, gehe ich bis zu einem Embryo mit 32 Urwirbeln zurück und fange auch hier die Beschreibung beim 30. Segmente an.

Ein Querschnitt durch dieses Segment ist in Fig. 36 dargestellt. Das Verhalten der Mittelplatte ist hier ein etwas anderes als in demselben Segmente des ungefähr gleich alten Hühnchenembryo (vgl. Fig. 32). Wie aus der Fig. 36 hervorgeht, biegen sich sowohl die laterale wie die mediale Urwirbellamelle dorsalwärts ein, die Zellen der beiden verlieren ihre regelmäßige epitheliale Anordnung und setzen sich ohne scharfe Grenze in diejenigen des Kernes fort. In den durch diese Einfaltung gebildeten, nach unten offenen Trichter ragt der dorsale Theil der Mittelplatte hinein. Ein Zusammenhang zwischen den Zellen der Urwirbellamellen und denjenigen der letzteren lässt sich nicht nachweisen.

An der Mittelplatte lassen sich zwei Partien unterscheiden, eine

dorsale, welche dem Urwirbel am nächsten gelegen ist, deren Zellen unregelmäßig geordnet sind, und eine ventrale Partie, welche sich dem Cölomepithel anschließt. Die Zellen dieses letzteren Theiles liegen dichter beisammen als in dem dorsalen und weisen eine regelmäßigere Anordnung in Reihen auf. In ihm lassen sich zwei Zellreihen — eine laterale und eine mediale — unterscheiden; diese zwei Reihen setzen sich in die beiden Blätter der Seitenplatten fort. Zwischen den zwei Kernreihen, welche unverkennbar den zwei erwähnten Zellreihen angehören, befinden sich noch einige Kerne der Mitte der Mittelplatte genähert. Diese sind aber keiner selbständigen Zellreihe zuzurechnen, gehören vielmehr einer der beiden erstbeschriebenen an, haben sich aber der Mitte etwas genähert. Einer dieser Kerne scheint in Theilung begriffen zu sein.

Da, wo die Seitenplatten sich dorsalwärts in die Mittelplatte fortsetzen, bemerkt man eine kleine, trichterförmige Ausbuchtung des Cöloms, welche nach der Mittelplatte zu durch eine dreieckige Zelle abgeschlossen wird, von der es schwer zu entscheiden ist, ob dieselbe der Mittelplatte oder dem Cölomepithel angehört.

An der lateralen Seite der Mittelplatte, und dieser dicht anliegend, befindet sich der WOLFF'sche Gang (*W.G*), der hier noch kein Lumen besitzt. Dorsalwärts von letzterem springt die laterale Zellreihe der Mittelplatte nach außen etwas vor und biegt sich um den WOLFF'schen Gang herum.

Beiderseits von der Mitte dieses Segmentes ändert sich das Querschnittbild recht bedeutend. Die kleine Ausbuchtung des Cöloms gegen den Urwirbel zu ist nicht mehr nachweisbar, und die Mittelplatte verhält sich zum Cölomepithel in ganz ähnlicher Weise wie beim Hühnchen mit 31 Urwirbeln im gleichen Segmente (vgl. Fig. 32), indem die erstere in das letztere wie eingekeilt erscheint. Die Einfaltung der beiden Urwirbellamellen ist auch nicht mehr sichtbar, und die dorsale lockere Partie der Mittelplatte scheint jetzt in den Urwirbelkern und in die beiderseits gelegenen spindelförmigen, aus den ventralen Partien der Epithellamellen hervorgegangenen Zellen sich fortzusetzen; also auch in dieser Partie besteht Ähnlichkeit mit dem Verhalten beim Hühnchen.

An der Grenze zwischen dem 30. und 29. Segmente verschwindet die dorsale lockere Partie der Mittelplatte beinahe ganz, während die ventrale unverändert bleibt. Weiter cranialwärts in das 29. Segment hinein tritt die erstere wieder auf, und die Verhältnisse werden den für das 30. Segment geschilderten sehr ähnlich, nur hat die

mediale Urwirbellamelle hier ein etwas lockereres Aussehen, und ihre eingebuchtete Partie lässt sich nicht so weit in den Kern des Urwirbels hinein verfolgen, da ihre Zellen sich wenig von denen des Kernes selbst unterscheiden. Was die Verbindung der Mittelplatte mit dem Cölomepithel betrifft, so tritt auch hier auf der rechten Seite des Embryo in der Mitte des Segmentes eine feine Ausbuchtung des Cöloms in der Richtung gegen den Urwirbel zu auf, und an dieser Stelle ist der Übergang der Zellreihen der Mittelplatte in die beiden Seitenplatten deutlich; beiderseits von dieser Ausbuchtung verhalten sich jene beiden zu einander, wie für das Hühnchen mit 31 Urwirbeln im 30. Segmente (vgl. Fig. 32) beschrieben. An der linken Seite tritt keine ähnliche Ausbuchtung des Cöloms auf, und hier verhalten sich die Mittelplatte und das Cölomepithel durch das ganze Segment in der Weise zu einander, wie für die andere Seite außerhalb jener Ausbuchtung geschildert wurde.

Folgen wir nun der Serie weiter in cranialer Richtung, so treten folgende Veränderungen auf: Der ventrale Theil der medialen Urwirbellamelle löst sich allmählich auf, von demselben aus wachsen Zellen ventralwärts zwischen die Wand der primitiven Aorta und die mediale Reihe der Mittelplatte. Die dorsale Partie der letzteren wird immer lockerer, die Zellen mehr spindelförmig und sehen im 27. Segmente ganz ähnlich jenen des Urwirbelkernes und den Zellen, welche der Aortenwand entlang nach unten ziehen. Von diesen Zellen heben sich die der ventralen Partie der Mittelplatte, welche einen an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges gelegenen, mit dem Cölomepithel noch in Verbindung stehenden stärker gefärbten Zellstrang bilden, deutlich ab. An diesem letzteren erkennt man auch hier eine laterale und eine mediale Zellreihe, zwischen diesen sind noch einige Kernreihen gelegen, so dass man im Zweifel bleibt, ob man jetzt immer noch die Zellmasse als zwei- oder aber als mehrschichtig anzusehen hat. Oft bemerkt man in diesem Zellstrang Kerntheilungsfiguren, welche immer seiner Mitte näher gelegen sind.

Was nun den Zusammenhang dieses Zellstranges mit dem Cölomepithel anbelangt, so ist ersterer in das letztere breit eingekeilt, ganz wie in den hinteren Segmenten beschrieben, bis zum 25. Segmente. In dem caudalen Endtheil dieses Segmentes wird der Zusammenhang lockerer, und in seiner Mitte haben sich die aus der ventralen Partie der Mittelplatte hervorgegangenen Zellen von dem Cölomepithel ganz abgelöst und bilden jetzt an den Querschnitten ein der medialen Wand des Wolff'schen Ganges dicht anliegendes, intensiv gefärbtes

Zellhäufchen, welches aus dicht gedrängten Zellen mit rundlichen Kernen besteht; es stellt dies das nephrogene Gewebe dar. In diesem tritt im 24. Segmente die erste Anlage eines Urnierenkanälchens in Form einer kleinen Zellkugel auf, dann folgt hier wie bei den übrigen Embryonen cranialwärts eine Reihe von Kanälchenanlagen, welche um so mehr entwickelt sind, je weiter wir proximalwärts rücken.

Es erübrigt uns jetzt noch die zwei letzten Segmente dieses Embryo zu untersuchen. Im 31. Segmente verhalten sich die Mittelplatte und die Seitenplatten zu einander ganz wie beim 30. Segmente beschrieben (vgl. Fig. 36). Die Urwirbellamellen falten sich auch hier in den Urwirbelkern hinein. Die Zellen der dorsalen Partie der Mittelplatte sind an dieser Stelle nicht so scharf von denjenigen der Urwirbellamellen getrennt wie im 30. Segmente. Es erscheint nämlich vielmehr so, als ob die äußeren Zellen der lateralen Urwirbellamelle sich in die entsprechende Zellreihe der Mittelplatte fortsetzen, während die inneren sich in den Kern hineinfalten. Ein entsprechendes Verhalten bieten auch die Zellen der medialen Urwirbellamelle, wenngleich weniger deutlich, zu der medialen Zellreihe der Mittelplatte dar. Nach den beiden Seiten von der Mitte des Segmentes zu, wo die Urwirbellamellen keine Einfaltung zeigen, verschmelzen die beiden ventralwärts mit einander und mit den zwei Zellreihen der Mittelplatte.

Im 32. Segmente verhält sich die Mittelplatte zu den Seitenplatten ganz wie im 31. Segmente. Die Urwirbellamellen weisen hier keine Einfaltung auf und finden ihre Fortsetzung in den zwei Zellreihen der Mittelplatte. Wir stoßen also hier auf Verhältnisse, welche mit den in diesem Kapitel zuerst erwähnten — von dem letzten Segmente eines Hühnchens mit 25 Urwirbeln — übereinstimmen. Auch hier ist die Lage des Embryo auf dem Dotter ganz die gleiche wie dort. Lateralwärts von der Mittelplatte ist ein kleines Zellhäufchen an dem Querschnitte sichtbar, welches die caudale solide Fortsetzung des WOLFF'schen Ganges darstellt, und weiter caudalwärts sich in dem unsegmentirten Mesodermgewebe verliert; von der Vena cardinalis ist nichts zu sehen.

Das folgende Stadium, welches wir betrachten, gehört einem Entenembryo mit 35 Urwirbeln an. Auch hier fangen wir unsere Beschreibung beim 30. Segmente an. Es begegnen uns hier Verhältnisse, welche den in Fig. 35 — aus dem 30. Segmente eines Hühnchens mit 38 Urwirbeln — dargestellten sehr ähnlich sind. Dem

Cölomepithel sehr nahe liegt der WOLFF'sche Gang, an seiner medialen Seite das nephrogene Gewebe, welches aus dicht gedrängten, in parallelen Reihen angeordneten Zellen besteht, die sich durch ihre intensivere Färbung von dem übrigen Gewebe abheben. Die Grenzen des nephrogenen Gewebes sind hier dorsal- und medialwärts etwas schärfer als bei dem Hühnchen mit 38 Urwirbeln (vgl. Fig. 35), ventralwärts weniger deutlich gegen die zwischen der Zellmasse und dem Cölomepithel gelegenen Zellen, die, obwohl weniger dicht zusammengelegen, jedoch durch ihre Anordnung wie eine Art Fortsetzung des nephrogenen Gewebes in ventraler Richtung bilden. Nach vorn zu erstreckt sich das nephrogene Gewebe als ein zusammenhängender Zellstrang in das 28. Segment hinein, hier tritt in der Mitte des Segmentes eine Urnierenkanälchenanlage auf, welche noch solid ist, weiter cranialwärts folgen dann schon mehr entwickelte Kanälchenanlagen.

Im 31. Segmente liegen ähnliche Verhältnisse vor wie im 30. Segmente. Das nephrogene Gewebe erscheint von den ventralwärts zwischen ihm und dem Cölomepithel gelegenen Zellen weniger abgegrenzt als im 30. Segmente.

Im 32. Segmente, wo der größte Theil der medialen Urwirbellamelle erhalten ist, zeigt das nephrogene Gewebe das gleiche Verhalten wie im 31. Segmente.

Im 33. Segmente treffen wir auf Verhältnisse, die uns an jene im 30. Segmente bei dem jüngeren Embryo (vgl. Fig. 36) erinnern. Hier ist nämlich die ganze mediale Urwirbellamelle erhalten, und ihr ventraler Theil faltet sich wie auch die laterale Lamelle in den Urwirbelkern hinein. Einige der Zellen der beiden Lamellen setzen sich jedoch hier, so wie von dem 31. Segmente des jüngeren Embryo geschildert, auch ventralwärts in die Mittelplatte fort. An der letzteren lassen sich eine dorsale, mehr lockere, und eine ventrale, dichtere, Partie unterscheiden. Beide Partien, die nicht scharf von einander abgegrenzt sind, bestehen aus zwei parallelen Zellreihen, einer medialen und einer lateralen. Lateralwärts von der ventralen Partie der Mittelplatte befindet sich der WOLFF'sche Gang, lateralwärts von diesem wieder die Leibeshöhle. Das Darmrohr erweitert sich hier hinten zur Kloake, während das Cölom sich verengt. Die Wand des Cöloms befindet sich darum nicht, wie dies mehr cranialwärts der Fall ist, ventralwärts von der Mittelplatte, sondern lateralwärts von letzterer; eine Fortsetzung der Mittelplatte gegen dieselbe ist hier nicht wahrzunehmen. Die ventrale Partie der Mittelplatte endet darum in dem hier zwischen Kloakenwand und Cölom gelegenen Mesoderm-

gewebe, dabei ist ihre Grenze gegen letzteres keine ganz scharfe. Ähnlich verhalten sich die Mittelplatte und die Urwirbellamellen im 34. Segmente.

Im letzten Segmente dieses Embryo — dem 35. — schwindet das Cölom ganz und der Wolff'sche Gang verläuft schräg nach unten und innen zu und legt sich der Kloakenwand an, ohne dass jedoch die Lumina mit einander in Verbindung treten. Die Urwirbellamellen, welche hier keine Einfaltung aufweisen, setzen sich ventralwärts in eine Zellmasse fort, die ihres großen Zellreichthums wegen dunkler gefärbt erscheint als das umliegende Mesodermgewebe, und die aus mehreren parallelen Zellreihen besteht; von diesen letzteren bildet die am meisten lateralwärts gelegene eine deutliche Fortsetzung der lateralen Urwirbellamelle, die am meisten medialwärts gelegene eben so eine Fortsetzung der medialen Lamelle. Die erstere dieser Reihen legt sich mit ihrer ventralen Partie der dorsalen Wand des Wolff'schen Ganges an, während die letztere in das um die Kloake gelegene Gewebe sich fortsetzt.

Der nächste Embryo, welcher hier Erwähnung finden soll, besaß 37 bis 38 Urwirbel (der 38. Urwirbel war noch nicht von dem unsegmentirten Mesoderm ganz abgeschnürt). Die kurze Beschreibung dieses Embryo fangen wir, wie bei den jüngeren, mit dem 30. Segmente an.

Der medialen Wand des Wolff'schen Ganges dicht anliegend, befindet sich das nephrogene Gewebe, welches das gleiche Aussehen darbietet, wie in Fig. 35 von demselben Segmente bei einem Hühnchen mit 38 Urwirbeln wiedergegeben. Wie bei dem jüngeren Embryo erstreckt sich das nephrogene Gewebe als ein zusammenhängender Zellstrang von hier ab sowohl in cranialer wie in caudaler Richtung weiter. Im 29. Segmente treffen wir in diesem Zellstrange auf die erste Urnierenkanälchenanlage, die eine kleine solide Zellkugel bildet, und welcher sich cranialwärts mehr entwickelte Anlagen anschließen.

Nach hinten zu lässt sich der Strang unverändert durch das 31. und 32. Segment verfolgen, dann nimmt derselbe im 33. Segmente an Mächtigkeit ab, ist aber noch deutlich nachweisbar; setzt sich dann im 34. Segmente in die ventrale Partie der Mittelplatte fort, welche die Fortsetzung des Urwirbels nach unten in ähnlicher Weise bildet, wie für das jüngere Stadium oben beschrieben. In dieser lassen sich hier, wie bei den jüngeren Embryonen in den mehr cranialwärts gelegenen Segmenten, zwei Partien unterscheiden, eine

dorsale, welche aus spindelförmigen, unregelmäßig geordneten Zellen besteht, und eine ventrale, deren Zellen in parallelen Reihen dicht zusammengestellt sind. Diese letztere Partie umgiebt die dorsomediale Wand des Wolff'schen Ganges, welcher bei diesem Embryo im 34. Segmente in die Kloake einmündet. Das Cölom verschwindet aus der Querschnittserie im Anfang dieses Segmentes.

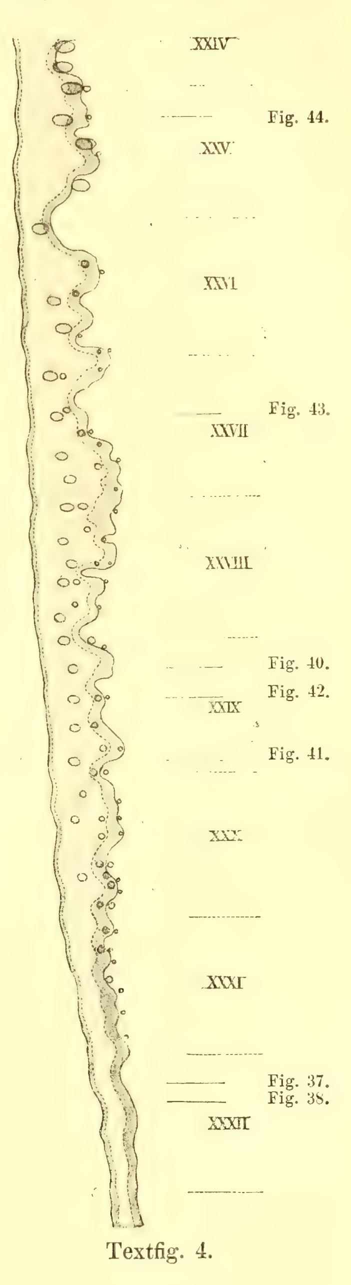
Die Beschreibung der Verhältnisse bei einem etwas älteren Embryo mit 40 Urwirbeln wollen wir aus sich bald erklärenden Ursachen statt des 30. Segmentes mit dem 31. beginnen.

Ein Querschnitt durch die Mitte dieses Segmentes stimmt mit dem aus dem 30. Segmente des Hühnchens mit 38 Urwirbeln (vgl. Fig. 35) im Wesentlichen überein, nur besitzt der Wolff'sche Gang bei dem Entenembryo einen mehr dreieckigen Querschnitt, indem die laterale und mediale Wand in einer dorsalwärts etwas vorspringenden Kante zusammenstoßen. Die mediale Wand besitzt höhere Zellen als die ventrale und die laterale. Das nephrogene Gewebe verhält sich dagegen ganz so, wie in der Fig. 35 wiedergegeben ist.

Gleich im Anfangstheil des 30. Segmentes finden wir, die Serie von hinten nach vorn zu verfolgend, die erste Urnierenkanälchenanlage als eine kleine Zellkugel in der mittleren Partie des nephrogenen Gewebes und mit den Zellen desselben noch zusammenhängend.

Nach hinten zu erstreckt sich das nephrogene Gewebe vom 31. Segmente ziemlich unverändert an der medialen Seite des Wolff-schen Ganges durch das 32. in das 33. Segment hinein. Ungefähr von der Mitte des letzteren Segmentes ab bemerkt man, dass dasselbe an Ausbreitung nach hinten allmählich zunimmt, während gleichzeitig seine Grenzen gegen das umliegende Gewebe weniger deutlich werden. Im 34. Segmente biegt sich der Wolff'sche Gang ventralwärts und nach innen zu, um in die Kloake einzumünden. Das nephrogene Gewebe ist hier an der dorso-medialen Seite seiner dorsalwärts konvexen, knieförmig gebogenen Partie gelegen und besitzt eben hier seine größte Ausbreitung. Weiter nach hinten zu verschmälert sich dasselbe wieder und setzt sich, nachdem die Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges sichtbar geworden ist, durch einige Schnitte als eine Verdichtung des Mesodermgewebes, welche jetzt dorsal von dem Wolff'schen Gange und von diesem etwas entfernt gelegen ist, weiter caudalwärts fort, verliert sich dann aber in dem umliegenden Gewebe.

Von dem WOLFF'schen Gange mit den Urnierenkanälchenanlagen bei dem folgenden Stadium — einem Embryo mit 45 Urwirbeln — liefert Textfig. 4 eine Profilkonstruktion. Die Projektion ist auf einer Ebene, welche mit der Sagittalebene einen ventralwärts offenen Winkel von 45° bildet, ausgeführt. Durch eine Reihe von Querschnittbildern (Fig. 37—45) werden wir das Verhalten des WOLFF'schen Ganges und des nephrogenen Gewebes genauer durch die einzelnen Segmente, deren Grenzen an der Profilkonstruktion durch punktirte Linien angedeutet sind, verfolgen.



Textfig. 4.

In Fig. 37 ist ein Querschnitt durch die craniale Hälfte des 32. Segmentes dargestellt. Der WOLFF'sche Gang weist einen ungefähr dreieckigen Querschnitt auf. Während die ventrale Wand kubische Zellen besitzt, so sind die der beiden anderen Wände cylindrisch und erreichen in der medialen Wand und in der dorsalen Kante ihre größte Höhe.

Das nephrogene Gewebe besteht hier wie bei den jüngeren Stadien aus dicht zusammengedrängten Zellen mit runden Kernen. Seine Ausdehnung ist hier größer als bei den jüngeren Embryonen. Eine Anordnung seiner Zellen in parallelen Reihen ist nicht überall deutlich, seine Grenze gegen das medialwärts gelegene Mesodermgewebe keine ganz scharfe.

Im dritten Schnitte nach hinten zu von dem beschriebenen begegnet uns das Bild, welches in Fig. 38 gezeichnet ist. Die Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebes ist hier eine andere, indem die der mittleren Partie eine radiäre Anordnung aufweisen und dichter beisammen liegen als die übrigen.

Wie aus diesem Schnitte im Vergleich zu den Nachbarschnitten hervorgeht, bilden sie eine kleine kugelförmige Verdickung im nephrogenen Gewebe. Diese Zellkugel ist aber von dem übrigen Gewebe nicht getrennt, ihre Zellen hängen mit dem letzteren besonders medialwärts (vgl. die Fig.) zusammen. Dorsal von diesen radiär gestellten Zellen ist eine breite Zone unveränderten nephrogenen Gewebes übrig, medial- und ventralwärts eine schmälere Zone, dagegen liegt die Zellkugel mit ihren lateralen Zellen der Wand des Wolff-schen Ganges unmittelbar an.

Eine ganz ähnliche Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebes begegnet uns auch an der Grenze zwischen dem 32. und 31. Segmente. Diese kleinen Zellkugeln stellen die ersten Anlagen von Urnierenkanälchen dar. Im Folgenden wollen wir nun, der Serie nach vorn zu folgend, das weitere Schicksal dieser Bildungen untersuchen.

Die Entwicklung der Urnierenkanälchen.

Auch in der caudalen Hälfte des 31. Segmentes treffen wir in der mittleren Partie des nephrogenen Gewebes auf eine Zellkugel, welche größer ist als die im 32. Segmente, und auch deutlicher von dem umliegenden nephrogenen Gewebe abgegrenzt erscheint; nur der dorso-mediale Theil ihrer Wand hängt mit den Nachbarzellen in diesem Gewebe zusammen. In der Mitte der Kugel bemerkt man eine kleine hellere Partie, ein deutliches Lumen ist aber nicht sichtbar[1]. Die Wand der Kugel wird von einem einschichtigen cylindrischen Epithel mit ovalen oder runden basalgestellten Kernen gebildet. Zwei von den Kernen sind in Theilung begriffen und liegen dem Centrum der Kugel näher als die übrigen. Auch hier befindet sich sowohl dorsal- wie ventral- und medialwärts von der Zellkugel eine Zone unveränderten nephrogenen Gewebes, welche in der erst-erwähnten Richtung am mächtigsten ist.

Vier Schnitte weiter in cranialer Richtung ist wieder eine neue Anlage eines Urnierenkanälchens durch ihre Mitte getroffen. Sie besitzt ganz dieselbe Form wie die am meisten dorsal gelegene der drei in Fig. 42 wiedergegebenen Anlagen. Ihre Wand besteht aus hohen cylindrischen Zellen, welche ein kleines rundes Lumen umschließen. Das Verhalten des nephrogenen Gewebes ist ganz dasselbe wie für das kürzlich erwähnte jüngere Stadium beschrieben wurde.

---

[1] Diese Kugel ist darum an der Profilkonstruktion nicht angemerkt (siehe weiter unten p. 51).

Noch drei Schnitte weiter nach vorn zu bemerkt man in demselben Präparate zwei Kanälchenanlagen. Die ventrale Anlage zeigt das gleiche Aussehen wie das vorletzte Stadium, die dorsale das gleiche wie das zuerst beschriebene aus dem 32. Segmente.

An den folgenden Schnitten tritt nun eine Reihe von Kanälchenanlagen auf, ähnlich den bis jetzt beschriebenen und darum keiner weiteren Erörterung bedürfend. Erst in der Mitte des 30. Segmentes treffen wir auf eine etwas mehr entwickelte Anlage, welche die gleiche Größe und Form, wie die mittlere der in Fig. 42 wiedergegebenen, besitzt, und auf dem Schnitte nicht drehrund, wie die jüngeren Anlagen, sondern mehr dreieckig erscheint. Diese Anlage nimmt den ventralen Theil des nephrogenen Gewebes ein; ihre dorso-mediale Kante wird von dem unveränderten dorsalen Theil des ersteren dicht umgeben.

In Fig. 39 ist ein Querschnitt durch eine weiter entwickelte Kanälchenanlage der anderen Körperhälfte gezeichnet. Die Lage derselben entspricht der Grenze zwischen dem 30. und dem 29. Segmente. Die dorsale Wand und der laterale Theil der ventralen springen gegen den Wolff'schen Gang in einen Fortsatz vor, welcher die mediale Wand des ersteren nach dem Lumen zu vortreibt. Es ist dies der gleiche Fortsatz, den wir auch bei den Reptilien fanden. Während die eben erwähnten Wandpartien der Kanälchenanlage hohe cylindrische Zellen mit ovalen Kernen besitzen, sind diejenigen des medialen Theiles der ventralen Wand etwas niedriger. Das Lumen ist in diesem Theile am weitesten und verengt sich lateralwärts zu einem schmalen Trichter, dessen Spitze in den lateralen Fortsatz gegen den Wolff'schen Gang kurz hineindringt.

Ventralwärts von dieser Kanälchenanlage ist ein kleines Zellhäufchen gelegen, welches der Wand einer tangential getroffenen anderen Anlage angehört. Diese letztere repräsentirt ein Entwicklungsstadium wie die am meisten dorsal gelegene der drei in Fig. 42 gezeichneten. Es findet sich also hier ventralwärts von einer in ihrer Entwicklung recht vorgeschrittenen Kanälchenanlage eine bedeutend jüngere. Dieser Befund, welcher von den bei den Reptilien geschilderten verschieden ist, stimmt mit den früher erwähnten Verhältnissen überein. Wir fanden nämlich, dass die erste Anlage eines Kanälchens am häufigsten nicht aus dem am meisten ventral gelegenen Theile des nephrogenen Gewebes sich herausdifferenzirte, sondern aus dem mittleren Theile, während die ventralen und dorsalen Partien

Anfangs unverändert erschienen (vgl. die drei als erste Stadien beschriebenen Kanälchenanlagen).

Dorsalwärts von der beschriebenen Kanälchenanlage (Fig. 39) umgiebt das hier gelegene unveränderte nephrogene Gewebe die stark nach oben und innen zu vorspringende Kante des WOLFF'schen Ganges. Diese letztere besitzt, wie aus der Figur hervorgeht, höhere Zellen als die übrigen Wandtheile des Ganges.

Eine Kanälchenanlage, welche sich nach ihrer Form der eben beschriebenen eng anschließt, ist in Fig. 40 dargestellt. Mit der jüngeren (Fig. 39) verglichen besteht der hauptsächliche Unterschied zwischen ihr und jener in der weiter vorgeschrittenen Entwicklung des lateralen Fortsatzes. Während letzterer bei jener sehr plump erschien, ist er hier länger, besitzt eine cylindrische Form und ist zugleich in ventraler Richtung gebogen. Das Lumen der Kanälchenanlage setzt sich in den Fortsatz fort, und seine Wände sind dabei dünner als bei der jüngeren Anlage. Der mediale Theil der ventralen Wand besitzt im Gegensatz zu dem lateralen und zu der dorsalen Wand kubische Zellen. Da, wo die dorsale Wand in diesen medialen Theil der ventralen umbiegt, erscheint die Grenze zwischen den Wandzellen der Kanälchenanlage und dem umliegenden nephrogenen Gewebe nicht ganz scharf.

Zwischen den beiden letzterwähnten Anlagen ist die in Fig. 41 gezeichnete gelegen. Diese unterscheidet sich durch ihre schmale, längliche Gestalt von jenen beiden, die weitere Lumina besitzen. Diese eigenartige Form wird wahrscheinlich durch das recht große, der dorsalen Wand der Kanälchenanlage sehr nahe gelegene Gefäß hervorgerufen, welches in den Nachbarschnitten medial von dem WOLFF'schen Gange in bogenförmigem Verlaufe zur Vena cardinalis zieht. Diejenigen Kanälchenanlagen, welche ventralwärts von gleichen Gefäßen zur Entwicklung kommen, haben von Anfang an nicht die rundliche Form wie die übrigen, sondern eine mehr längliche, und die weitere Entwicklung derselben wird von der anderer Kanälchen etwas verschieden.

Eine etwas ältere Anlage desselben Typus, wie die eben beschriebene ist in Fig. 42 dargestellt. Der wesentliche Unterschied gegen jene besteht, abgesehen von der etwas bedeutenderen Größe, darin, dass der laterale Fortsatz länger ist und eine schwache Biegung aufweist. Dorsal von dieser Anlage bemerkt man ein ähnliches Gefäß wie an der in Fig. 41 gezeichneten Anlage, und dorsal davon wieder zwei jüngere Kanälchenanlagen, welche schon oben erwähnt worden sind.

Auch die in Fig. 43 dargestellte Kanälchenanlage besitzt eine ähnliche Gestalt, wie die zwei letzteren, nur ist sie mehr entwickelt.

In Fig. 44 begegnet uns eine Kanälchenanlage, welche die Form eines **S** besitzt. Im Vergleich mit der zuletzt beschriebenen bemerken wir, dass die dort nur schwache Biegung des vertikal gestellten cylindrischen Theiles hier viel mehr ausgesprochen ist, und dass diejenige Partie, wo dort der cylindrische Theil in den verbreiterten distalen übergeht, hier dem Wolff'schen Gange näher gelegen ist. Diese stärkere Krümmung der Anlage scheint insbesondere durch die tiefe Einfaltung der dorsalen Wand hervorgerufen zu sein. Diese Einfaltung ist so bedeutend, dass die mit ihrer Fläche in den jüngeren Stadien beinahe gerade dorsalwärts gekehrte Wand hier der medialen Wand des cylindrischen Kanälchentheiles anliegt; zwischen diesen beiden ist an dem vorliegenden Präparate nur eine einzige Mesodermzelle sichtbar. Die Zellen der eingebogenen Wand sind hoch cylindrisch oder prismatisch und so dicht an einander gedrängt, dass die Kerne, um Platz zu gewinnen, in mehreren Reihen gelegen sind. Die ventrale Wand dieses Theiles der Anlage besitzt im Gegensatz hierzu ganz niedrige, plattenförmige Zellen, deren Grenzen gegen die umliegenden Mesodermzellen nicht überall sicher bestimmbar sind. Das Lumen erscheint in diesem Theile an den Schnitten eng und spaltförmig.

An der Berührungsstelle des cylindrischen lateralen Theiles der Kanälchenanlage mit dem Wolff'schen Gange scheinen die Wände der beiden mit einander verlöthet zu sein. Obwohl man noch bei der Einstellung, unter welcher die Fig. 44 gezeichnet wurde, die Grenzen der beiden Zellschichten aus einander zu halten vermag, so sieht man doch an der Anordnung der Kerne, dass der Durchbruch des Kanälchens in den Wolff'schen Gang nahe bevorsteht (vgl. die Beschreibung der entsprechenden Stadien der Urnierenkanälchenanlagen von *Lacerta*, p. 15 und 18, Fig. 10 und 12).

Das letzte Stadium in der Entwicklung der Urnierenkanälchen, welches hier Erwähnung finden soll, ist in Fig. 45 dargestellt. Es stammt dieses aus dem 24. Segmente. Das Kanälchen besitzt eine Form, welche sehr wenig von der des eben beschriebenen abweicht. Hier steht das Kanälchen aber mit dem Lumen des Wolff'schen Ganges in offener Kommunikation. Die Verschmelzung hat nicht in der mittleren Partie der medialen Wand des Wolff'schen Ganges stattgefunden, sondern an seiner dorso-medialen Kante, was damit zusammenhängt, dass die Kanälchen in diesem Segmente eben so

wenig wie in den mehr cranialwärts gelegenen in mehreren Reihen, so wie es z. B. an dem in Fig. 42 wiedergegebenen Schnitte der Fall ist, sondern nur in einer Reihe gelegen sind. Von seiner Einmündungsstelle in den WOLFF'schen Gang verläuft das cylindrische Kanälchen medial- und cranialwärts, biegt sich dann ventralwärts und noch etwas mehr in cranialer Richtung. Hierauf krümmt es sich in lateraler Richtung gegen die Wand des WOLFF'schen Ganges hin und setzt sich in den verbreiterten schalenförmigen Endtheil, die Anlage der Glomeruluskapsel, in ventraler Richtung fort. Dabei verschmälert sich an den Querschnitten das Lumen zu einer engen Spalte, die ventrale Wand wird dünner, die dorsale dicker. An dem in Fig. 45 gezeichneten Schnitte scheint die letztere aus mehreren Zellreihen zu bestehen. Das Epithel derselben — das spätere Knäuelepithel — ist in der That aber einschichtig. Das Bild eines mehrschichtigen Epithels kommt dadurch zu Stande, dass die Wand, welche eine dorsal- und caudalwärts offene Schale bildet, schräg durchschnitten ist. In dieser Schale bemerkt man ein kleines Gefäß, und in diesem ein Blutkörperchen. Das dorso-medialwärts gelegene, quer durchschnittene größere Gefäß sendet nämlich, was aus den folgenden Schnitten hervorgeht, einen kleinen Zweig in die Schale hinein — die Anlage des Glomerulus.

Der Beschreibung der Entwicklung der Urnierenkanälchen füge ich noch hinzu, dass man in selteneren Fällen beobachten kann, dass da, wo die Kanälchen sehr dicht liegen, nicht alle Anlagen mit ihren lateralen Fortsätzen die Wand des WOLFF'schen Ganges erreichen, sondern in den Fortsatz eines älteren Kanälchens sich hineinpressen, und so es dann zum Durchbruch in den letzteren kommt. Auch findet man zuweilen, dass zwei gleich alte Kanälchenanlagen ihre lateralen Fortsätze gegen einander pressen, so dass man annehmen muss, dass sie später mit einander verschmelzen. In einem Falle sah ich nämlich, wie zwei ganz gleich alte Kanälchenanlagen mit einander in offene Kommunikation getreten waren, während die Verbindung mit dem WOLFF'schen Gange noch nicht hergestellt war.

Außer bei der Ente habe ich noch die Entwicklung der Urnierenkanälchen beim Huhn und bei einer Möve[1] (*Larus ridibundus*) verfolgt. Bei den beiden letzteren treten uns Verhältnisse entgegen, welche mit den oben geschilderten so weit übereinstimmen, dass ich

[1] Eine Reihe von vorzüglich konservirten Mövenembryonen wurde mir von Herrn Professor Dr. REX, Prag, überlassen. Ich erlaube mir an dieser Stelle ihm hierfür meinen besten Dank zu bringen.

es für unnöthig halte, auf dieselben hier einzugehen. Wenn aber auch die Entwicklung der Urnierenkanälchen im Princip bei allen diesen drei Arten dieselbe ist, so weichen doch die Kanälchenanlagen derselben in mehreren Details, welche für uns hier weniger von Bedeutung sind, und darum übergangen werden sollen, jedenfalls so viel aus einander, dass der orientirte Untersucher sehr bald zu entscheiden im Stande ist, ob ihm z. B. eine Kanälchenanlage von einem Hühnchen oder von einem Entenembryo vorliegt.

Nach der Beschreibung der Querschnittserie wenden wir uns wieder zu der Profilkonstruktion in Textfig. 4, wo auch alle Kanälchenanlagen, welche ein Lumen besitzen, durch schwarze Ringe kenntlich sind.

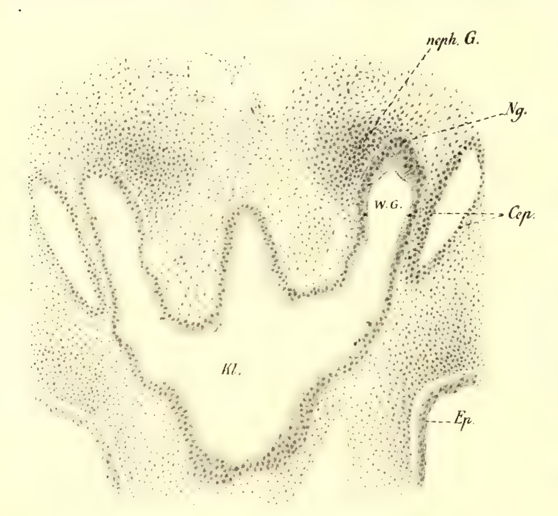
Die Profilkonstruktion zeigt uns, dass der WOLFF'sche Gang kein gleichmäßig weites Rohr darstellt, dass vielmehr engere und weitere Partien mit einander abwechseln; bald sind diese weiteren Partien von recht erheblicher Länge, so z. B. die, welche sich durch die caudale Hälfte des 27. und die craniale Hälfte des 28. Segmentes erstreckt, bald sind aber dieselben von ganz geringer Ausdehnung und nur durch wenige Schnitte zu verfolgen. Die ventro-laterale Wand des WOLFF'schen Ganges hat einen ungefähr geradlinigen Verlauf (die unbedeutende Schlängelung, die man an derselben wahrnimmt, hat wohl in der Schrumpfung des Embryo während der Präparation ihren Grund). Die größere oder geringere Entwicklung der dorso-medialwärts vorspringenden Partie des Ganges bedingt allein seine wechselnde Weite, und die Wand dieser Partie besitzt, wie es sowohl aus der Textfig. 4, wie aus den Querschnittsbildern hervorgeht, die größte Dicke.

Was die Zahl der Kanälchenanlagen betrifft, so finden wir diese am größten in den hinteren Segmenten. Vom 27. Segmente, wo ich bei diesem Embryo dreizehn deutliche Anlagen, abgesehen von nicht abgegrenzten Verdickungen des nephrogenen Gewebes, zähle, nimmt die Zahl in der Richtung nach vorn, wo die meisten Kanälchen, welche überhaupt hier entstehen, schon angelegt sind, allmählich ab; so zähle ich im 26. Segmente neun, im 25. sieben etc., bis wir im 20. Segmente und seinen Nachbarsegmenten nur vier bis fünf vorfinden. Wie schon aus der Textfig. 4 hervorgeht, steht die Zahl der Kanälchenanlagen mit der Weite des WOLFF'schen Ganges in einem gewissen Zusammenhange.

Ehe wir diesen Embryo mit 45 Urwirbeln verlassen, erübrigt uns noch, das Verhalten des nephrogenen Gewebes und des WOLFF-

schen Ganges in dem hinter der Mitte des 32. Segmentes gelegenen Theile zu betrachten.

In der caudalen Hälfte dieses Segmentes bemerkt man beiderseits an zwei Stellen kleine Verdickungen im nephrogenen Gewebe, wo die Zellen zum Theil eine radiäre Anordnung aufweisen, aber keine so deutliche Zellkugel bilden, wie die in Fig. 38 aus der Mitte des Segmentes gezeichnete. Überschreiten wir nun, der Serie nach hinten folgend, die Grenze des 33. Segmentes, so bemerken wir von der Mitte dieses Segmentes ab, dass die mehr cranialwärts (vgl. Fig. 37) recht deutliche Grenze zwischen dem nephrogenen Gewebe und dem dorsal- und medialwärts gelegenen Mesodermgewebe allmählich undeutlicher wird. Die Zellen des letzteren schließen sich dem ursprünglichen nephrogenen Gewebe an und bilden um dieses eine äußere mehr lockere Zone. Letztere erreicht an derjenigen Stelle, wo der Wolff-sche Gang in der Mitte des 34. Segmentes ventralwärts umbiegt (vgl. Textfig. 5), ihre größte Mächtigkeit; nach hinten zu verjüngt sie sich wieder und verliert sich allmählich caudalwärts von der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Kloake in das umliegende Gewebe.



Textfig. 5.
Entenembryo, 45 Urwirbel. Querschnitt durch das 34. Segment. Vergr. 95.

Eben an der Umbiegungsstelle des Wolff-schen Ganges (Textfig. 5), wo das nephrogene Gewebe seine größte Ausbreitung aufweist, bemerkt man auf der linken Seite des Embryo (an der Figur rechts) eine leistenförmige Ausstülpung der dorso-medialen Wand des Wolff'schen Ganges. Auf der rechten Seite ist keine Ausstülpung vorhanden, dagegen ist die Wand des Wolff'schen Ganges an der entsprechenden Stelle deutlich verdickt. Diese kleine Ausstülpung stellt die erste Anlage des Nierenganges dar.

Ehe wir nun die Urniere verlassen, um uns ausschließlich mit

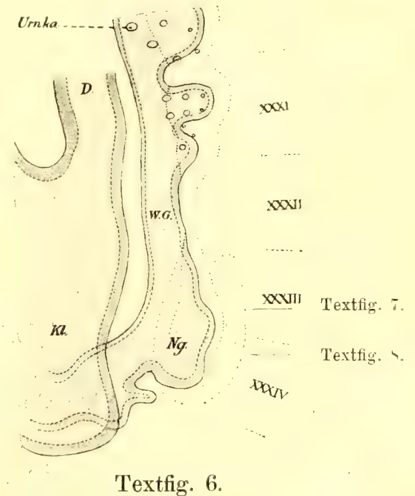
der Nachniere zu beschäftigen, wollen wir das spätere Schicksal derjenigen Ausstülpungen des Wolff'schen Ganges, welche wir bei dem oben beschriebenen Embryo (vgl. Textfig. 4) vorfanden, noch kurz erwähnen. Dieselben wachsen in der Folgezeit in dorso-medialer Richtung aus und stellen dann taschenförmige, längere oder kürzere, breitere oder schmälere Aussackungen dar, welche sich an ihren peripherischen Enden sehr oft theilen (vgl. Textfig. 9 und 11). Den medialen Seiten dieser Ausstülpungen anliegend, verbreitet sich das nephrogene Gewebe, und eine große Zahl von Kanälchen kommt hier zur Entwicklung, was aus der Betrachtung eines Querschnittes durch eine solche Ausstülpung bei einem Mövenembryo (vgl. Fig. 46) hervorgeht.

Ein ähnliches Verhalten bieten die Ausstülpungen bei der Ente dar. Beim Hühnchen erreichen diese keine so große Entwicklung wie bei den zwei ersteren, kommen aber auch hier konstant vor.

Die Entwicklung der bleibenden Niere.

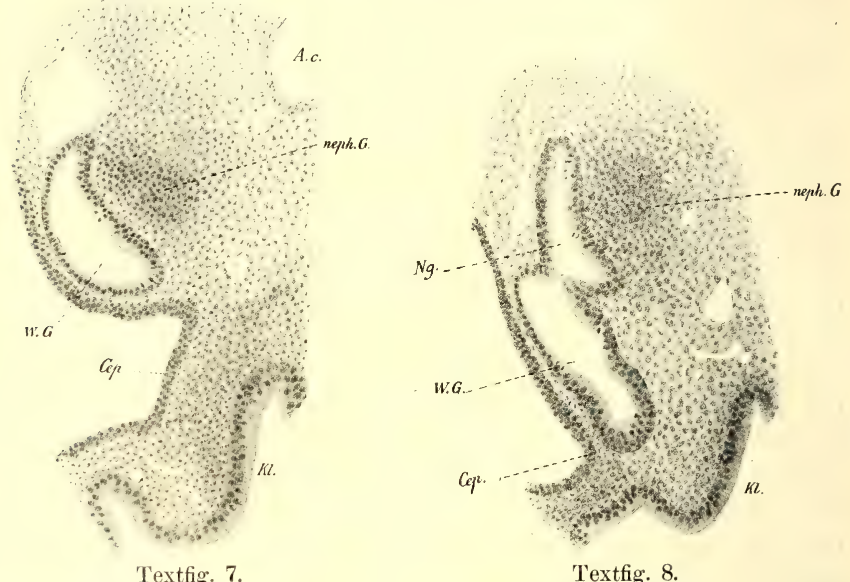
Anstatt nun im Folgenden die Entwicklung der bleibenden Niere durch Beschreibung jedes der einzelnen Stadien zu schildern, ziehe ich hier eine zusammenhängende Darstellung derselben vor, welche sich auf ein recht großes Material von Enten-, Hühnchen- und Mövenembryonen stützt. Auf einzelne Stadien, die mir besonders wichtig erscheinen, werde ich genauer eingehen.

Die kleine leistenförmige Ausstülpung der dorso-medialen Wand des unteren Endes des Wolff'schen Ganges, welche die Anlage des Nierenganges darstellt, und welche wir bei dem Entenembryo mit 45 Urwirbeln zuerst vorfanden (vgl. Textfig. 5), nimmt während der weiteren Entwicklung an Größe zu und wächst gerade in dorsaler Richtung aus. Die Profilkonstruktion in Textfig. 6 von einem Entenembryo mit 48 Urwirbeln zeigt, wie der taschenförmige Nierengang (*Ng*) sich caudalwärts von dem Wolff'schen Gange deutlich absetzt, während er cranialwärts in die dorsale



Textfig. 6.
Entenembryo, 48 Urwirbel.

Leiste des letzteren ohne scharfe Grenze übergeht. Aus einem Vergleich der zwei Querschnittbilder (Textfig. 7 und 8) mit der Profilkonstruktion (Textfig. 6) wird man sich leicht eine Vorstellung der körperlichen Form des Nierenganges bilden können. Man bemerkt auch an der Textfig. 8, dass der Nierengang in seinem caudalen Theile sowohl lateral- wie medialwärts von dem Wolff'schen Gange deutlich abgesetzt ist. Die Grenzen verlieren sich allmählich immer mehr in cranialer Richtung und sind acht Schnitte weiter nach vorn zu (vgl. Textfig. 7) nicht mehr vorhanden.



Textfig. 7.
Entenembryo, 48 Urwirbel. Querschnitt durch das 33. Segment. Vergr. 156.

Textfig. 8.
Entenembryo, 48 Urwirbel. Querschnitt durch das 34. Segment. Vergr. 156.

Ob der Nierengang cranialwärts deutlich gegen den Wolff'schen Gang abgesetzt ist oder nicht, scheint im gewissen Grade wechselnd zu sein. In einigen Fällen findet man den Wolff'schen Gang von der Kardinalvene seitlich stark zusammengedrückt, derselbe springt dann dorsalwärts leistenförmig vor, und die Abgrenzung des Nierenganges ist ganz undeutlich; in anderen Fällen aber ist der Wolff-sche Gang von der Vene dorso-medialwärts komprimirt, und der Nierengang springt dann vom Anfange an von dem ersteren dorsalwärts vor.

Die mediale Wand des Nierenganges und ihre dorsale Kante besitzen ein höheres Epithel als die laterale Wand, ein Verhalten,

welches mit demjenigen übereinstimmt, welches wir früher bei dem WOLFF'schen Gange selbst antrafen. Medial von der inneren, leicht konkaven Wand des Nierenganges ist ein dichtes Gewebe gelegen, welches wir von den jüngeren Embryonen her als das nephrogene wiedererkennen. An dem letzteren lassen sich, wie bei dem Embryo mit 45 Urwirbeln in dieser Region auch der Fall war (vgl. Textfig. 5), zwei Partien unterscheiden; die eine, aus dicht gedrängten rundlichen Zellen mit stark gefärbtem Protoplasma, liegt der medialen Wand des Nierenganges an (vgl. Textfig. 8), die andere umgiebt die erstere und ist mehr locker. Die Zellen der letzteren sind denen des umgebenden jungen Bindegewebes sehr ähnlich, jedoch etwas dichter zusammengedrängt als diese. Die peripherische Zone des nephrogenen Gewebes ist hier weder gegen die umliegenden Zellen noch gegen diejenigen der inneren dichteren Partie deutlich getrennt. Mit dem Embryo mit 45 Urwirbeln verglichen, haben beide diese Theile des nephrogenen Gewebes — die Innen- und die Außenzone — an Mächtigkeit recht erheblich zugenommen.

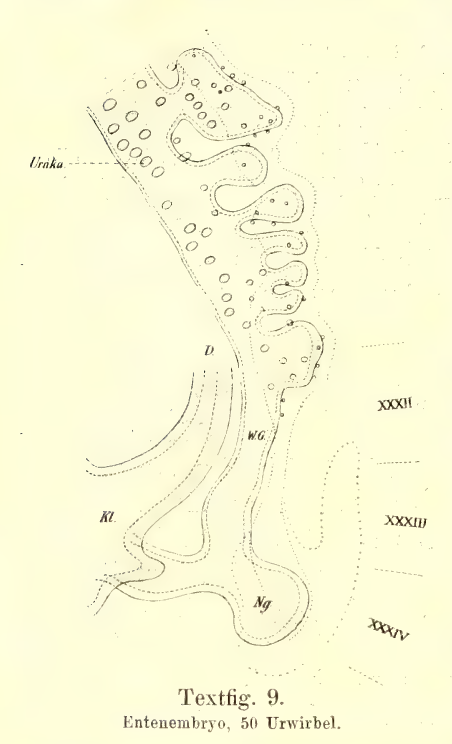
In cranialer Richtung wird nun die Außenzone [1] allmählich dünner und verliert sich bald ganz in das umliegende Bindegewebe (vgl. Textfig. 6), die Innenzone setzt sich aber an der medialen Wand des WOLFF'schen Ganges weiter fort und hebt sich hier von dem umliegenden Bindegewebe recht deutlich ab. Im caudalen Theile des 32. Segmentes stoßen wir beiderseits auf eine nicht sehr deutliche radiäre Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebes; die hierdurch gebildeten kleinen Zellkugeln, welche junge Urnierenkanälchen darstellen, hängen mit den übrigen Zellen des nephrogenen Gewebes innig zusammen. Weiter nach vorn zu, im 31. Segmente, folgen mehrere, größere Kanälchenanlagen. Nach hinten zu setzt sich das nephrogene Gewebe ein Stück weiter caudalwärts von dem Nierengange fort, verliert sich aber dann in das umliegende Gewebe.

In der folgenden Zeit wächst der Nierengang weiter in dorsaler Richtung aus und setzt sich auch nach vorn zu von dem WOLFF'schen Gange ab (vgl. Textfig. 9). Das nephrogene Gewebe rückt mit dem Nierengange zusammen dorsalwärts und entfernt sich in dieser Weise von dem WOLFF'schen Gange. Gleichzeitig bemerkt man, dass die Außenzone des nephrogenen Gewebes sich

[1] An sämmtlichen Profilkonstruktionen sind die Umrisse der Innen- und Außenzone durch punktirte Linien angedeutet. Bei der Linie, welche die Außenzone markirt, stehen die Punkte in größerer, bei der anderen in geringerer Entfernung von einander.

immer mehr cranialwärts in den Embryonen nachweisen lässt, wo dieselbe an der medialen Seite der Kardinalvene dorsalwärts von dem ursprünglich von uns als nephrogenes bezeichneten Gewebe, welches dem WOLFF'schen Gange anliegt, zum Vorschein kommt.

Sehr klare und übersichtliche Bilder dieser Verhältnisse haben mir Quer- und Sagittalschnittserien von Mövenembryonen geliefert. Dieselben erwiesen sich in dieser Beziehung als ein bedeutend günstigeres Untersuchungsmaterial als Enten- und Hühnchenembryonen wegen der scharfen Grenzen der verschiedenen Gewebe.



Textfig. 9.
Entenembryo, 50 Urwirbel.

In Fig. 47 ist ein Sagittalschnitt durch einen Mövenembryo mit 49 Urwirbeln wiedergegeben. Wir sehen hier links an der Figur den WOLFF'schen Gang (*W.G*), der dem Peritonealepithel (*Cep*) fast anliegt. Eben dort, wo derselbe ventralwärts und nach innen umbiegt, geht von ihm der Nierengang (*Ng*) ab. Die Wand des letzteren ist durch den vorliegenden Schnitt zum Theil tangential getroffen. Dorsalwärts von dem WOLFF'schen Gange zieht das nephrogene Gewebe (*neph. G*) als die direkte Fortsetzung der Urnierenkanälchenanlagen nach hinten. Es ist dabei von dem umliegenden Gewebe so scharf getrennt, dass man für jede hier gelegene Zelle zu entscheiden im Stande ist, ob sie dem nephrogenen Gewebe angehört oder nicht. An der Stelle, wo der Nierengang sich befindet, ist das nephrogene Gewebe mächtiger entwickelt und liegt der medialen und dorsalen Wand desselben eng an. Diese caudale Fortsetzung des mesonephrogenen Gewebes — wie wir es, so weit es der Urniere gehört, nennen können — ist von einem recht dichten Gewebe medial- und dorsalwärts umgeben; dies letztere entspricht der von uns bei der Schilderung der gleichen Region bei den Entenembryonen als Außenzone des nephrogenen Gewebes beschriebenen Partie. Der Unterschied zwischen den Enten- und den Möven-

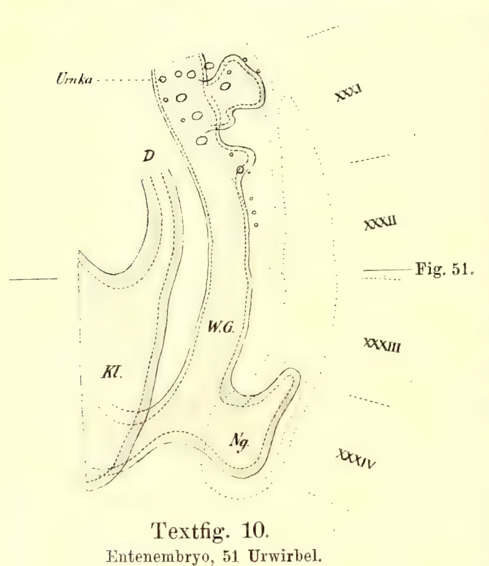
embryonen ist darin gelegen, dass, während bei den ersteren die zwei Partien dieses Gewebes ohne scharfe Grenzen in der Umgebung des Nierenganges in einander übergehen (vgl. Textfig. 8), man bei den Mövenembryonen in entsprechenden Stadien eine recht deutliche Grenze nachweisen kann, die nur am caudalen Ende des Nierenganges schwächer wird, ohne jedoch auch hier sich ganz zu verlieren. Von hier ab kann man nun die Außenzone (*Ausz*) dorsalwärts von dem dichten ventralen nephrogenen Gewebe (*neph.G*), von diesem durch eine hellere Bindegewebszone getrennt (vgl. Fig. 47 und 49), als einen deutlichen Gewebsstrang, welcher medialwärts von der Kardinalvene (*V.c*) gelegen ist, cranialwärts durch mehrere Segmente verfolgen, bis derselbe sich schließlich in dem dorsal- und medialwärts von den Urnierenkanälchen gelegenen Gewebe verliert. Dieser Gewebsstrang ist nicht scharf gegen das umliegende junge Bindegewebe abgegrenzt, zeichnet sich aber durch einen größeren Zellreichthum aus und tritt desshalb, an den Präparaten dunkler gefärbt, recht deutlich hervor. Der Strang ist hinten, wo der Nierengang sich befindet, am mächtigsten und wird cranialwärts dünner. Mit stärkerer Vergrößerung sieht man, dass seine Zellen spindelförmig sind. Ihre Längsachsen sind in der oberhalb des Nierenganges sich befindenden Partie in diesem Stadium ganz überwiegend nach der Längsrichtung des Körpers gestellt, wie auch — was schon mit schwacher Vergrößerung zu sehen ist (vgl. Fig. 47) — fast alle Spindelachsen der zahlreichen Mitosen mit dieser Richtung zusammenfallen.

In Fig. 48 ist ein Schnitt durch denselben Nierengang, welcher ihn mehr lateralwärts getroffen hat, gezeichnet. Man sieht hier, wie dieser sowohl caudal- wie cranialwärts sich von dem WOLFF'schen Gange abhebt. An der dorsalen Seite der aus einem einschichtigen Cylinderepithel bestehenden Wand bemerkt man eine dunklere Zellzone (*Inz*), welche der Innenzone des nephrogenen Gewebes angehört. Sie scheint cranialwärts gegen den WOLFF'schen Gang hin aufzuhören, hängt aber hier, wie die mehr medial gelegenen Schnitte lehren (vgl. Fig. 47), mit dem von der Urniere nach hinten gehenden nephrogenen Gewebe zusammen. Dorsalwärts wird die dunkle, dichte Innenzone von der mehr lockeren Außenzone (*Ausz*), wie es oben für das andere Präparat eben beschrieben wurde, umgeben; die Grenze zwischen beiden Zonen ist caudalwärts auch hier weniger scharf.

An den etwas älteren Embryonen finden wir nun, dass der craniale Theil des Nierenganges dem caudalen gegenüber schwach in

die Länge ausgezogen ist, dass dann derselbe sich rasch verlängert und in cranialer Richtung emporwächst.

Indem wir auf die bei dem Entenembryo mit 48 Urwirbeln und bei den Mövenembryonen mit 48 (Fig. 49) und 49 (Fig. 47 und 48) geschilderten Verhältnisse verweisen, wollen wir zunächst sehen, wie weit diese bei einem etwas älteren Embryo, z. B. bei jenem, von welchem Textfig. 10 eine Profilkonstruktion der Nierenanlage bringt, sich verändert haben. Wir gehen hier von einem Querschnitte aus, welcher eben durch die Grenze zwischen dem 31. und dem 32. Segmente gefallen ist. Der medialen Wand einer kleinen Ausbuchtung des Wolff'schen Ganges anliegend (vgl. die an der Profilkonstruktion mit • bezeichneten Stelle) befindet sich eine bläschenförmige Kanälchenanlage, welche medialwärts noch mit dem sich hier ausbreitenden nephrogenen Gewebe im Zusammenhang steht. Das letztere ist von dem umliegenden Gewebe recht scharf getrennt. In einigen seiner peripherisch gelegenen Zellen befinden sich kleine Körnchen, welche von dem Karmin intensiv gefärbt sind. Wo nur ein einziges Körnchen oder ganz wenige in einer Zelle wahrnehmbar sind, da ist auch der Kern der Zelle deutlich zu sehen, und oft liegt dann ein Körnchen in einer dellenförmigen Vertiefung des Kernes. Wo die Zahl der Körnchen eine größere ist, dort lässt sich nicht mehr der Kern nachweisen. Einige Zellen erscheinen nun von Körnchen, deren jedes einzelne von einem hellen Hofe umgeben ist, ganz erfüllt. Auch zwischen den Zellen bemerkt man einige Körnchen, welche in kleine, rundliche, helle Körperchen eingeschlossen sind.



Textfig. 10.
Entenembryo, 51 Urwirbel.

Dasjenige Mesodermgewebe, welches dorsalwärts von dem nephrogenen Gewebe an der medialen Seite der Kardinalvene gelegen ist, hebt sich durch seinen Zellreichthum von der Umgebung ab, ist jedoch von der letzteren nicht scharf getrennt. Dieses dichte Gewebe stellt die Außenzone dar.

Der Serie weiter nach hinten zu folgend, stoßen wir im 32. Segmente links auf vier und rechts auf drei kleine Urnierenkanälchenanlagen im nephrogenen Gewebe. Die am meisten caudalwärts gelegenen weisen eigentlich nur lateralwärts eine deutliche einschichtige Wand mit radiär gestellten Zellen auf, medialwärts sind sie vom nephrogenen Gewebe nicht scharf abgegrenzt. Diese letzten Anlagen liegen der Wand des Wolff'schen Ganges nicht direkt an, sondern sind von ihr durch eine dünne Lage von Bindegewebszellen getrennt.

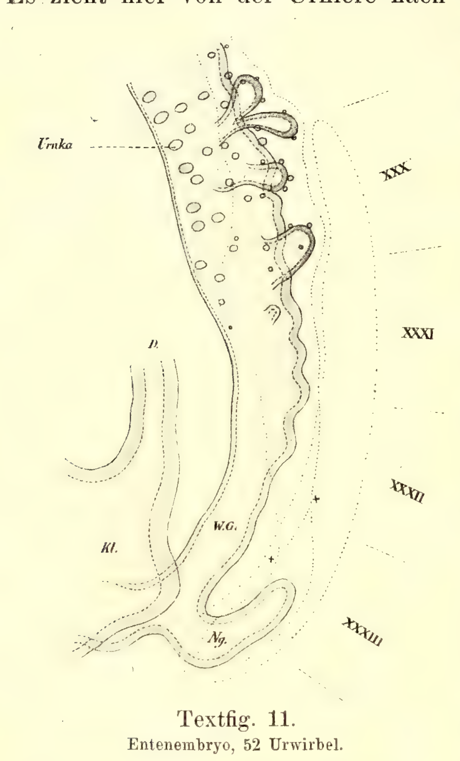
Das nephrogene Gewebe wird nun nach hinten zu allmählich spärlicher, während die Zahl der Körnchen enthaltenden Zellen eine größere wird. Im caudalen Theile des 32. Segmentes finden wir das bei den jüngeren Embryonen (vgl. Fig. 49) so mächtige nephrogene Gewebe an den Querschnitten als einen kleinen, etwas dorsalwärts von dem Wolff'schen Gange gelegenen Zellballen (Fig. 51), in welchem man einige große rundliche Körperchen, die von Körnchen erfüllt sind, bemerkt. Im cranialen Theile des 33. Segmentes schwindet das nephrogene Gewebe ganz, und dort, wo es sich früher weiter fortgesetzt hat, bemerkt man jetzt nur mitunter eine große rundliche Zelle, welche mit Körnchen gefüllt ist, oder man sieht einige Körnchen, die in kleine helle Körperchen eingelagert sind.

Während das nephrogene Gewebe in dieser Weise nach hinten allmählich an Mächtigkeit abnimmt und schließlich ganz schwindet, nimmt das dorsalwärts von diesem gelegene Mesodermgewebe an Dichtigkeit und Stärke zu und stellt jetzt an den Querschnitten (vgl. Fig. 51 *Ausz*) einen rundlichen Gewebsstrang dar, welcher zwischen der Arteria iliac. commun. und der Kardinalvene gelegen ist und dessen peripherische Zellen zum Theil eine koncentrische Anordnung zu den centralen aufweisen. Dort, wo der Schnitt schließlich den Nierengang selbst getroffen hat, sehen wir seine laterale Wand der Kardinalvene dicht anliegen und seine mediale Wand von der dichten Innenzone des nephrogenen Gewebes umgeben, während medial- und dorsalwärts von der letzteren wieder die mehr lockere Außenzone sich ausbreitet und von hier ab in den oben erwähnten rundlichen Gewebsstrang sich weiter fortsetzt (vgl. die Profilkonstruktion in Textfig. 10).

Wir finden also hier, dass die Innenzone des nephrogenen Gewebes, welche dem Nierengange anliegt — des metanephrogenen Gewebes, wie wir dieses nennen wollen —, von dem mesonephrogenen Gewebe, dessen unmittelbare Fortsetzung sie früher bildete (vgl. Fig. 47 und Textfig. 6 und 9), jetzt ganz getrennt ist, indem der

unmittelbar cranialwärts von dem Nierengange gelegene Theil des nephrogenen Gewebes zu Grunde gegangen ist.

Bei einem Entenembryo mit 52 Urwirbeln, dessen Nierenanlage in Textfig. 11 nach einer Profilkonstruktion wiedergegeben ist, und dessen Nierengang etwas weiter cranialwärts hinaufgewachsen ist, verhält sich das nephrogene Gewebe in einer von der eben bei dem jüngeren Embryo (Textfig. 10) geschilderten etwas abweichenden Weise. Es zieht hier von der Urniere nach hinten und bedeckt die mediale Wand des Nierenganges. Auf diese Weise bleibt also hier der kontinuirliche Zusammenhang zwischen dem mesonephrogenen Gewebe und der Innenzone des metanephrogenen Gewebes bestehen. Jedoch hat diejenige Partie, welche unmittelbar proximal vom Nierengange gelegen ist, von dem WOLFF'schen Gange sich dorsalwärts entfernt, wie die Textfigur 11 zeigt, und in dieser Partie stoßen wir auf zahlreiche Körnchen in den Zellen. Caudalwärts, über die an der Figur mit + bezeichneten Grenzlinie hinaus, welche sich von unten und ventralwärts nach oben und dorsalwärts zieht, und welche die Grenze zwischen dem mesonephrogenen Gewebe und der Innenzone des metanephrogenen Gewebes angiebt, treffen wir aber auf keine Körnchen mehr in den Zellen.



Textfig. 11.
Entenembryo, 52 Urwirbel.

Bei allen älteren Embryonen, die ich untersuchte, war die Innenzone von dem mesonephrogenen Gewebe vollkommen losgetrennt.

Dieses Zugrundegehen eines Theiles des ursprünglich zusammenhängenden nephrogenen Gewebes finde ich sowohl bei Enten- und Hühnchen-, wie bei Mövenembryonen. Die Degeneration dieses Theiles lässt sich Anfangs durch das Auftreten der oben erwähnten Körnchen[1] in den Zellen der hinteren unmittelbar cranialwärts von dem

[1] Diese Körnchen scheinen von derselben Natur zu sein, wie diejenigen,

Nierengange gelegenen Partie wahrnehmen. Die Zahl der Zellen wird hier eine immer geringere, und der Zerfall des nephrogenen Gewebes schreitet in cranialer Richtung weiter.

Nicht nur das undifferenzirte nephrogene Gewebe, sondern vielmehr auch die jungen Urnierenkanälchenanlagen, welche in dieser Partie entstehen, gehen später wieder zu Grunde. Es treten auch in den Zellen ihrer Wände Körnchen auf, und deren radiäre Anordnung wird immer schwieriger zu sehen.

Bei den Entenembryonen, wo der Wolff'sche Gang gewöhnlich im 34. Segmente in die Kloake einmündet, und wo der Nierengang in diesem Segmente oder an der Grenze zwischen letzterem und dem 33. Segmente entsteht, finden wir, dass die Degeneration des nephrogenen Gewebes durch das 33. und 32. Segment sich ausdehnt. Die letzten Urnierenkanälchenanlagen, welche sich später zu Urnierenkanälchen weiter entwickeln, gehören hier gewöhnlich dem 31. Segmente an. Bei dem Hühnchen, wo der Wolff'sche Gang, wie wir sahen, schon im 33. Segmente in die Kloake mündet, stoßen wir später hinter dem 30. Segmente auf keine Kanälchen mehr. Was weiter hinten von dem nephrogenen Gewebe gelegen ist, geht, wenn letzteres nicht in den Aufbau der bleibenden Niere einbezogen wird, zu Grunde. Bei den Möven endlich, wo sich der Wolff'sche Gang im 35. Segmente in die Kloake öffnet, findet die Degeneration in dem 34. und 33. Segmente statt, und die letzten Urnierenkanälchen sind bei den älteren Embryonen im 32. Segmente nachzuweisen.

Es muss ferner hinzugefügt werden, dass auch, wie sich gewisse Schwankungen Betreffs der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Kloake geltend machen können, Abweichungen von der oben gegebenen Regel vorkommen, indem einerseits Kanälchen weiter nach hinten, als oben angegeben, sich erhalten können, und andererseits die Degeneration auch eine größere Ausdehnung erreichen kann; Letzteres ist nicht selten der Fall.

Während in dieser Weise ein gewisser Theil des ursprünglichen nephrogenen Gewebes immer zu Grunde geht, lässt sich der mit der Außenzone in Zusammenhang stehende dorsale Gewebsstrang, je älter der Embryo ist, um so weiter nach vorn hin nachweisen. In diesen Zellstrang wächst nun der Nierengang der medialen Wand der Kardi-

---

welche Rabl (XLII, 1900) in seiner Beschreibung der Linsenentwicklung erwähnt, und die Nussbaum (XXXVIII, 1901) neulich in den Zellen der Conjunctivalpapillen von Hühnchenembryonen beschrieben hat. Ich selbst habe ähnliche Bildungen auch an mehreren Stellen beobachtet.

nalvene entlang cranialwärts hinein, und der Zellstrang bezeichnet in dieser Weise schon in einem frühen Entwicklungsstadium die spätere Wachsthumsbahn des Nierenganges.

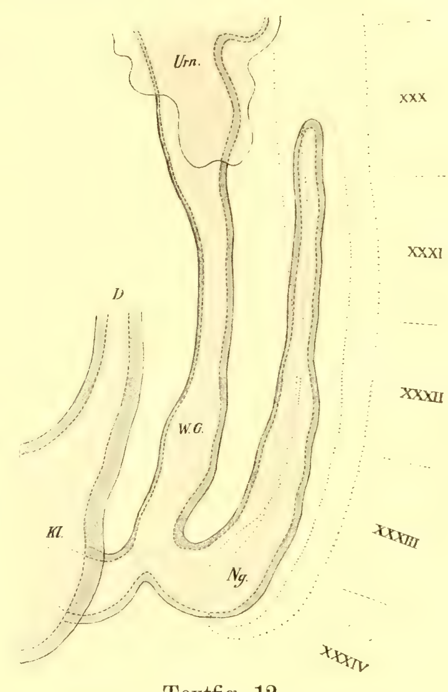
Von einem Entenembryo mit 54 Urwirbeln sehen wir in Fig. 52 einen Sagittalschnitt dargestellt. Derjenige Theil des mesonephrogenen Gewebes, welcher bei den jüngeren Embryonen die caudale Fortsetzung der Urniere bildete, ist hier vollständig verschwunden, medial- und dorsalwärts von dem WOLFF'schen Gange ist nun ein sehr gefäßreiches Bindegewebe gelegen.

Der Nierengang ist cranialwärts emporgewachsen. Dorsal von ihm bemerkt man den Gewebsstrang der Außenzone, welcher sowohl cranialwärts hinter der Urniere, wie auch ein Stück in caudaler Richtung an der Einmündungsstelle des Nierenganges in den WOLFF-schen Gang vorbei sich erstreckt. Der dorsalen Wand des Nierenganges am nächsten gelegen befindet sich eine dunkler gefärbte Zelllage (*Inz*), welche cranialwärts gleichzeitig mit dem Nierengange, dessen Kuppe sie umgiebt, aufhört. Es ist dies die Innenzone des metanephrogenen Gewebes.

Betrachten wir jetzt einen Querschnitt durch die Nierenanlage eines Hühnchenembryo von entsprechendem Alter (Fig. 50). Medialwärts von der Kardinalvene (*V.c*) ist der Nierengang (*Ng*) gelegen; seine dorsale und mediale Wand sind von einem dichten Gewebe umgeben, und zwar hat derjenige Theil dieses Gewebes, welcher der Wand des Nierenganges am nächsten gelegen ist, ein mehr kompaktes Aussehen als der peripherische Theil, welcher nicht so zellenreich ist und desshalb heller aussieht. Wir erkennen in diesen zwei Gewebsschichten, welche den Nierengang umgeben, die Innen- und Außenzone des metanephrogenen Gewebes wieder. Mit stärkerer Vergrößerung untersucht weisen die Zellen der Innenzone eine koncentrische Lagerung zu der Wand des Nierenganges auf, und ihre Achsen fallen mit jenen der Wandzellen zusammen. Die Zellen liegen einander ohne jeden Zwischenraum eng an; ihre Kerne sind drehrund. Weniger dicht liegen, wie schon erwähnt, die Zellen der Außenzone beisammen. Diejenigen derselben, welche sich der Innenzone anschließen, besitzen rundliche Kerne und sind bedeutend dichter gedrängt als die peripherischen, welche ovale Kerne und Spindelform aufweisen. Die Grenze zwischen Innen- und Außenzone ist keine scharfe. Auch der dorsalen Venenwand entlang breitet sich die Außenzone in lateraler Richtung aus. Von dem umliegenden Bindegewebe ist diese nicht deutlich abgegrenzt.

Verfolgen wir nun die Serie cranialwärts, so schwindet bald der Nierengang; als seine direkte Fortsetzung bemerkt man noch das dichte, kompakte Gewebe der Innenzone durch einige Schnitte; dann verschwindet aber auch dieses aus den Querschnitten, und nur der aus dem lockeren Gewebe der Außenzone bestehende Gewebsstrang setzt sich dorsal von dem letzten Reste des mesonephrogenen Gewebes und später von der Urniere, von diesen durch eine hellere Bindegewebszone getrennt, cranialwärts weiter fort, bis derselbe sich in das umliegende Bindegewebe allmählich verliert.

Während nun der Nierengang mit der Innenzone des metanephrogenen Gewebes in den Außenzonenstrang weiter emporwächst, und letzterer nicht nur an Länge zunimmt, sondern sich auch seitlich um die dorsale und später auch um die ventrale Wand der Kardinalvene ausbreitet, um die letztere zum Theil zu umwachsen, verändert sich auch das Verhalten des Nierenganges zu dem Wolff'schen Gange. Der unterste Theil des letzteren wird nämlich in die Kloake eingezogen, in welche der Nierengang dann einmündet.



Textfig. 12.
Entenembryo, SSL = 10,75, NSL = 10 mm.

Der Zeitpunkt, in welchem der Nierengang in die Kloake einmündet, ist ein recht wechselnder. Man kann z. B. jüngere Nierengänge als den in Textfig. 12 dargestellten finden, welche sich nicht länger wie jener in den Wolff'schen Gang, sondern in die Kloake entleeren.

Gleichzeitig mit dem Längenwachsthum des vertikalen Schenkels des Nierenganges verlängert sich auch der horizontale und nimmt eine cylindrische Gestalt an; aus diesem letzteren Theile geht der spätere Ureter hervor.

Nachdem der Nierengang hinter der Urniere ein Stück empor-

Urn.

W. G.

b.

All. G

D.

Kl.

U.

XXV

XXVI

XXVII

XXVIII

XXIX

XXX

XXXI

XXXII

XXXIII

Textfig. 13.

gewachsen ist, bemerkt man, dass von der Wand desselben in seiner caudalen Hälfte kleine Ausbuchtungen dorsalwärts von der Kardinalvene in lateraler Richtung herauswachsen. Diese drängen die Innenzone des metanephrogenen Gewebes mit sich in lateraler Richtung in das hier schon vorhanden gewesene Außenzonengewebe, und die ventrale Kante des Nierenganges verliert ihre Innenzonenschicht.

Durch die hier kurz skizzirten Veränderungen geht aus dem ungetheilten Nierengange ein reich verästelter, langer Kanal hervor, wie wir denselben in Textfig. 13 — eine Profilkonstruktion der Nierenanlage eines Hühnchenembryo von einer SSL = 13,5 und einer NSL = 12,75 mm, Brützeit 6 Tage 8 Stunden — vor uns sehen.

Nach der Querschnittserie werden wir das Verhalten des Nierenganges nun etwas genauer betrachten.

Von einem dichten Mesodermgewebe umgeben verläuft der Nierengang, welcher jetzt in die Kloake caudal von dem Wolff'schen Gange einmündet, zuerst ungefähr gerade dorsalwärts, biegt sich dann cranialwärts und erscheint nun an den Querschnitten als ein rundliches oder ovales, von einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidetes Rohr, das zwischen dem Cölom nach innen und der Kardinalvene nach außen gelegen ist. Bald wird man nun an der dorsalen Seite der Venenwand auf ein dichteres Bindegewebe aufmerksam, und nach einigen Schnitten tritt in diesem wieder eine rundliche Zellmasse auf, welche sich durch ihr kompaktes Aussehen und intensive Färbung stark hervorhebt. Kurz nachdem diese Zellmasse zum Vorschein gekommen ist, bemerkt man in ihrer lateralen, der Venenwand anliegenden Partie ein Lumen, welches von einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet ist. Der hier getroffene Kanal erweist sich bald als ein von dem Nierengange ausgehender, in dorso-lateraler und caudaler Richtung verlaufender Ast (vgl. Textfig. 13). Die Wandzellen dieses Seitenastes besitzen eine Höhe, welche die des eigentlichen Nierenganges selbst etwas übertrifft.

Wir erkennen dasjenige Gewebe, welches den Nierengangast umgiebt, unschwer als das metanephrogene Gewebe wieder, und wir sehen, dass dasselbe auch hier, wie bei dem jüngeren Embryo (vgl. Fig. 50), zwei Schichten unterscheiden lässt, eine Innenzone, deren Zellen, dicht zusammengedrängt und mit runden Kernen versehen, koncentrisch mit der Wand des Nierengangastes angeordnet sind, und eine diese umgebende mehr lockere, bindegewebsähnliche Außenzone, die von dem umliegenden Gewebe nur unscharf abgegrenzt ist. Die letztere ist an der Profilkonstruktion nicht eingetragen.

Nach vorn zu erscheint der Nierengang an den Querschnitten von beiden Seiten komprimirt, und hat ein spaltförmiges Lumen, das gerade dorsalwärts gekehrt ist. In dorso-lateraler Richtung gehen von ihm zahlreiche, kürzere oder längere, schlankere oder plumpere Seitenäste ab, welche der Wand der Kardinalvene entlang in das hier gelegene nephrogene Gewebe hineindringen.

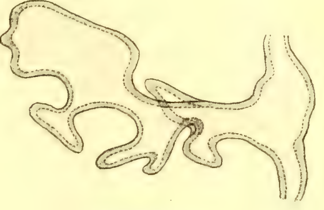
Die Außenzone des metanephrogenen Gewebes, welche im untersten Theile der Nierenanlage an der dorsalen Seite der Kardinalvene gelegen war, zieht sich nach vorn zu mehr ventralwärts hin und breitet sich über die mediale Wand der letzteren aus. Von hier aus wächst sie in der in Textfig. 13 durch zwei parallele Linien angedeuteten Region auch der ventralen Venenwand entlang in lateraler Richtung aus, und in das hier gelegene nephrogene Gewebe schickt der Nierengang einen langen Seitenast hinein (vgl. Textfig. 13 *b*, wo dieser Ast von vorn gesehen dargestellt ist). Ungefähr in derselben Ebene, in welcher dieser Ast der ventralen Venenwand entlang in die hier gelegene Außenzone eindringt, schiebt sich ein anderer Ast der medialen Venenwand entlang dorsalwärts. Nach zwei Seiten zu wird in dieser Weise die Vene von den Nierengangästen umfasst.

Weiter proximalwärts wird der Nierengang schlanker, weist einen rundlichen Querschnitt auf und nähert sich dem Wolff'schen Gange, während er keine Seitenäste mehr abgiebt. Gleichzeitig verschwindet die Innenzone ganz, und auch die Außenzone wird sehr dünn und schwach. Zwischen der Kardinalvene dorsalwärts und nach außen und dem Wolff'schen Gange mit dem Nierengange ventralwärts und nach innen verläuft dann die große Nabelarterie in ventraler Richtung. Proximalwärts von der Arterie nimmt in der Querschnittserie wieder die Außenzone an Mächtigkeit zu, und in dieselbe dringen Äste des Nierenganges ein. Bald treffen wir nun auf das caudale Ende der Urniere, und der Abstand zwischen dem Nierengange und dem Wolff'schen Gange vergrößert sich allmählich wieder, je mehr die Zahl der Urnierenkanälchen cranialwärts zunimmt; der Nierengang selbst liegt den dorsalen Urnierenkanälchen dicht an. Wo die Urniere wieder an Ausbreitung abnimmt, wird die Verzweigung des Nierenganges stärker, nicht nur dorsal-, sondern auch ventralwärts gehen von demselben Äste ab. Weiter cranialwärts verschmälert sich dann auch der Nierengang und endet nach aufwärts in zwei langen Ästen. Noch eine Strecke lässt sich die Außenzone cranialwärts verfolgen.

Während der weiteren Entwicklung nehmen die Seitenäste an

Zahl und Länge zu, und kleinere Nebenäste wachsen von denselben aus. Durch das Längenwachsthum der Seitenäste wird die früher zusammenhängende Innenzone des nephrogenen Gewebes in mehrere kleinere Partien zertheilt, welche die Endstücke der Seitenäste und die von diesen ausgehenden Nebenäste umgeben.

In Fig. 53 ist ein Querschnitt durch die caudale Partie der Nierenanlage eines sieben Tage bebrüteten Hühnchenembryo wiedergegeben. Die Verzweigung des Nierenganges in der betreffenden Partie ist in Textfig. 14 nach einer Profilkonstruktion etwas vereinfacht dargestellt. Der Nierengang (*Ng*) sendet einen Ast direkt gegen die Kardinalvene (*V.c*), und dieser theilt sich in zwei Hauptstämme, in einen, welcher der ventralen, und einen, welcher der dorsalen Venenwand entlang verläuft. Der erstere giebt nach unten drei kleinere Nebenäste ab und endet nach auf- und lateralwärts in eine eigenthümliche taschenförmige Aussackung, welche sich der Venenwand entlang emporschiebt.



Textfig. 14.

Wie der Schnitt (Fig. 53) lehrt, sind der Nierengang (*Ng*) und seine Äste (*Nga*) in ein Gewebe (*Ausz*) eingebettet, welches sich von der Umgebung durch seinen größeren Zellreichthum auszeichnet. Dieses Gewebe ist die Außenzone des metanephrogenen Gewebes. An drei Stellen bemerkt man in der Außenzone dichtere Partien (*Inz*). Die zwei ventralen derselben liegen den Wänden der Nierengangäste nicht unmittelbar an, sondern sind von ihnen etwas entfernt. Die dorsale dichtere Partie umgiebt dagegen das Endstück eines Nierengangastes, welches hier leicht angeschwollen ist. Verfolgt man nun die Serie weiter caudalwärts, so bemerkt man, dass auch die zwei ventralen Gewebsverdickungen sich allmählich den Nierengangästen nähern und ihre caudalen Endstücke (vgl. die Textfig. 14) in ähnlicher Weise umgeben, wie die dorsale dichtere Partie in Fig. 53 das Endstück des hier gelegenen Nierengangastes bedeckt. Diese dichteren Stellen sind Theile der in zahlreiche Partien zerlegten Innenzone.

Das Endstück des dorsalen Nierengangastes (vgl. Fig. 53) mit seinem nephrogenen Gewebe ist in Fig. 54 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Wir finden hier im Wesentlichen dasselbe gegenseitige Verhalten zwischen den beiden Zonen des nephrogenen Gewebes einerseits und diesen und dem Nierengangaste andererseits,

das wir bei dem jungen Embryo (vgl. Fig. 50), wo noch der Nierengang ungetheilt war, vorfanden. Auch hier besitzen die Zellen der Innenzone ein eigenthümlich epitheliales Aussehen, während diejenigen der Außenzone vollkommen jungen Bindegewebszellen gleichen.

An diejenigen Theile der Nierengangäste, welche von der Innenzone umgeben sind, ist nun die weitere Verästelung geknüpft. Die anderen Theile des Nierenganges aber und seiner Äste, welche von diesem Gewebe nicht umgeben sind, nehmen wohl später an Länge und Dicke zu, es gehen aber von ihnen nie neue Äste ab.

Ein Querschnitt durch die linke Nierenanlage eines 7 Tage und 10 Stunden bebrüteten Hühnchenembryo ist in Fig. 55 wiedergegeben. Wir sehen hier einen langen Seitenast (*Nga*) des Nierenganges (*Ng*), welcher dorso-lateralwärts der Kardinalvene entlang verläuft und sich unter einen Spinalnerven biegt. Nach beiden Seiten giebt dieser Ast Nebenäste ab, die sich ihrerseits abermals theilen. Die Endstücke dieser Nierengangäste werden von der dichten Innenzone (*Inz*) umgeben. An drei Stellen bemerkt man nun kleine epitheliale Bläschen (*Hka*), welche mit den Zellen der Innenzone zum Theil zusammenhängen, die aber mit den Nierengangästen in gar keiner Verbindung stehen. Diese Bläschen stellen die Anlagen der Harnkanälchen der bleibenden Niere dar, und wir werden nun im Folgenden die Entstehung und weitere Entwicklung dieser Bläschen genauer zu verfolgen haben.

Die Entwicklung der Harnkanälchen.

In Fig. 54 sahen wir, wie die Zellen der Innenzone des nephrogenen Gewebes radiär zu der Wand des Nierengangastes gestellt waren. Wenn dieser Ast an Länge zunimmt, so behalten diese Zellen ihre frühere Anordnung bei und umgeben das Endstück des Nierengangastes mützenförmig. Im Laufe des siebenten Brütetages treten aber gewisse Veränderungen in dieser Anordnung der Zellen der Innenzone auf. In der caudalen Hälfte der Nierenanlage bemerkt man jetzt, dass diejenigen Zellen, welche die am meisten centralwärts gelegene Partie der die keulenförmige Anschwellung des Nierengangastes umgebenden Innenzone darstellen, ihre Anordnung in mit der Wand des Nierengangastes koncentrischen Reihen aufgegeben haben. Diese bilden jetzt eine rundliche Verdickung, welche sich centralwärts von den umliegenden Zellen deutlich abhebt, peripherwärts aber mit dem übrigen Theile der Innenzone, deren Zellen ihre ursprüngliche Anordnung beibehalten haben, noch zusammenhängt (vgl. Fig. 56).

Die Zellen dieser verdickten Partie der Innenzone nehmen bald eine radiäre Anordnung an und bilden eine kleine solide Zellkugel, welche sich immer mehr von den Nachbarzellen abgrenzt und nur noch in ihrem von dem Nierengangaste abgekehrten Theile mit der Innenzone in Zusammenhang bleibt. Die Zellen dieser Kugel sind hoch cylindrisch, gegen das Centrum hin zugespitzt, besitzen rundliche oder ovale Kerne und ein epitheliales Aussehen.

In der folgenden Zeit tritt nun in der Mitte der Zellkugel ein rundes Lumen auf, indem die Zellen etwas aus einander weichen. Es entsteht in dieser Weise ein Bläschen. Ein Bild von dieser Entwicklungsstufe ist in Fig. 57 dargestellt. Die Wand des Bläschens (*Hka*) besteht aus einem einschichtigen Cylinderepithel, in welchem man links unten eine Mitose bemerkt, welche dem Lumen näher sich befindet, als die übrigen Kerne. Während die eine Wand des Bläschens dem Nierengangaste direkt anliegt, setzen sich die Zellen der gegenüberliegenden ohne scharfe Grenze in die Innenzone fort. Die Form des Bläschens ist keine ganz runde, sondern vielmehr eine ovale; seine Längsachse ist ungefähr senkrecht auf die des Nierengangastes gestellt. Durch das Wachsthum des Bläschens in dieser Richtung wird dasjenige nephrogene Gewebe, welches mit dem vom Nierengangaste abgekehrten Wandtheil in Verbindung steht, entfernt, das zwischenliegende Gewebe wird hier lockerer, und in dasselbe wachsen jetzt Kapillaren ein. An dem vorliegenden Präparate befindet sich eben an dieser Stelle ein Blutkörperchen, welches in Theilung begriffen erscheint.

In dem nephrogenen Gewebe, welches zwischen dem Epithelbläschen und dem Endtheil des Nierengangastes gelegen ist, bemerkt man an einer Stelle eine deutliche radiäre Anordnung der Zellen. Die hierdurch gebildete Zellkugel hängt centralwärts mit dem Theile des nephrogenen Gewebes, welcher mit dem hier gelegenen Epithelbläschen in Verbindung steht, zusammen, und peripherwärts mit jenem, welcher das Endstück des Nierengangastes umgiebt, und dessen Zellen noch die ursprüngliche Anordnung in mit der Wand des letzteren koncentrisch gestellten Reihen aufweisen.

Ein weiteres Entwicklungsstadium der Harnkanälchenanlage zeigt Fig. 58. Von dem früheren unterscheidet sich das vorliegende dadurch, dass das Bläschen eine mehr längliche Form besitzt und an Sagittalschnitten ungefähr dreieckig erscheint. Sein von dem Nierengangaste abgekehrtes Ende läuft in einen schmalen Fortsatz aus, dessen Zellen noch mit dem hier gelegenen nephrogenen Gewebe im

Zusammenhange stehen. Von den Wänden des Bläschens ist die an der Figur nach unten gekehrte leicht gebogen und lässt eine rechte und eine linke Hälfte unterscheiden. Die nach oben gerichtete Wand besitzt eine ungefähr gerade äußere Fläche, während die Zellen ihrer mittleren Partie, welche die höchsten sind, ins Lumen leicht vorspringen. Das dem Nierengangaste zugekehrte Ende des Bläschens springt gegen den ersteren stark vor, und das Lumen desselben weist in Folge dessen hier eine Verengerung auf.

Das nephrogene Gewebe verhält sich hier in ähnlicher Weise, wie für das jüngere Stadium geschildert wurde. In demjenigen Theile der Innenzone, welcher zwischen dem Bläschen und dem Endstück des Nierengangastes gelegen ist, sind die Zellen radiär geordnet und bilden eine solide Zellkugel, welche an dem vorliegenden Präparate tangential getroffen ist. Peripherwärts hängt diese mit dem unveränderten Theile der Innenzone zusammen, ist aber von denjenigen Zellen, welche mit dem linken Ende des Bläschens in Verbindung stehen, im Gegensatz zu den Verhältnissen des jüngeren Stadiums getrennt.

An einem anderen Präparate, welches eine Kanälchenanlage auf der gleichen Entwicklungsstufe wie die eben beschriebene (Fig. 58) zeigt, sieht man ein kleines Gefäß, von Blutkörperchen erfüllt, zwischen das Bläschen und die mehr peripherwärts gelegene Zellkugel bis an die Wand des Nierengangastes eindringen. Die scharfen Grenzen der mit Eosin intensiv roth gefärbten Blutkörperchen gegen die Zellen des nephrogenen Gewebes sind überall zu sehen. Wie oben erwähnt, kann man also schon in frühen Stadien der Entwicklung der Harnkanälchen feststellen, dass zwischen diesen und der Wand des Nierengangastes Kapillaren auftreten. Übergangsformen zwischen den Zellen der Innenzone des nephrogenen Gewebes und den Blutkörperchen sind mir hier eben so wenig wie bei Reptilien und Säugethieren begegnet.

Eine weitere Entwicklung zeigt die in Fig. 60 gezeichnete Anlage. Diese besitzt eine größere Länge als die zuletzt beschriebene und ist auch anders in Bezug zum Nierengangaste gestellt. Während nämlich jene mit ihrer Längsachse ungefähr senkrecht auf die des letzteren gestellt war, nimmt die vorliegende Anlage eine mehr schräge Stellung zum Nierengangaste ein. Die centralwärts gerichtete dem Nierengangaste zugekehrte Wand der Anlage ist auch hier gewölbt, die gegenüberliegende aber in ihrer Mitte mit einer nach außen konkaven Fläche ins Lumen leicht eingebogen. Auch hier bemerkt man, dass diese beiden Wände in dem vom Nierengangaste abgekehrten

Ende der Anlage in einem mit dem nephrogenen Gewebe in Zusammenhang stehenden Fortsatz auslaufen.

Eine von der eben beschriebenen, in mehrfacher Hinsicht recht verschiedene Form weist die in Fig. 59 gezeichnete Anlage auf. Ihre nach oben und außen gekehrte Wand erscheint an dem vorliegenden, durch die Mitte der Anlage geführten Schnitte leicht S-förmig in der Weise gekrümmt, dass die dem Nierengangaste am nächsten gelegene Wandhälfte nach außen konvex, die andere Hälfte konkav ist. Auch hier besitzen diejenigen Zellen der Wand, welche der mittleren ins Lumen eingewölbten Partie angehören, die größte Höhe, die nach beiden Seiten hin allmählich abnimmt. Die gegenüberliegende Wand der Anlage ist auch hier nach unten zu gebogen und lässt sich nach ihrer größten Krümmung in eine rechte und eine linke Partie theilen. Während die entsprechenden Wandpartien der in Fig. 58 wiedergegebenen jüngeren Anlage von gleicher Länge und gleichem Bau waren, finden wir hier, dass der dem Nierengangaste am nächsten gelegene rechte Theil der Anlage viel stärker in die Länge gewachsen ist als der andere Theil. Ferner sehen wir jetzt einen deutlichen Unterschied zwischen den Zellen der beiden Wandhälften, indem die der ersteren hoch cylindrisch, die der letzteren kubisch sind[1]. Der Übergang zwischen den Zellhöhen beider Theile erfolgt ziemlich rasch, so dass das Lumen an dieser Stelle plötzlich eine Erweiterung erfährt (vgl. die Fig. 59). Wo die untere konvexe Wand sich in die obere umschlägt, springt die Anlage nach oben und links vor. Die Wand ist jetzt an dieser Stelle von der Innenzone beinahe völlig getrennt, nur betreffs einer Zelle kann man schwer entscheiden, ob diese der Wand der Anlage oder dem nephrogenen Gewebe angehört.

Derjenige Wandtheil der Kanälchenanlage, welcher dem Nierengangaste anliegt und sich in die Wand des letzteren hineindrückt, besitzt etwas niedrigere Zellen als die angrenzenden Wandpartien.

Während das Lumen der Kanälchenanlage in demjenigen Theile, welcher sich dem Nierengangaste anschließt, und welcher dem lateralen Fortsatz der Urnierenkanälchenanlagen (s. oben) entspricht, schmal und spaltförmig erscheint, ist es in dem peripherischen (an der Figur dem linken) Theile der Anlage mehr erweitert und von dreieckiger Gestalt. Untersucht man nun Querschnitte durch Kanälchenanlagen aus diesem Entwicklungsstadium, so sieht man, dass der dem Nieren-

[1] Auch bei einigen jüngeren Anlagen kann man diesen Unterschied zuweilen vorfinden, jedoch weniger ausgeprägt als hier.

gangaste am nächsten gelegene Theil drehrund erscheint und ein rundes Lumen umschließt. Dieser Theil der Kanälchenanlage hat also, wie aus einer Kombination von Längs- und Querschnitten hervorgeht, eine cylindro-konische Form. Der peripherische Theil ist auch an den Querschnitten dreieckig oder halbmondförmig, indem die untere, von kubischen Zellen gebildete Wand konvex erscheint und nach oben beiderseits in die gegen das Lumen schwach eingebogene, von mehr cylindrischen Zellen gebildete Wand sich umschlägt. Der Übergang des cylindrischen, schlankeren Theiles der Anlage in den breiteren peripherischen ist ein allmählicher.

Das Endstück des Nierengangastes ist an dem vorliegenden Präparate tangential getroffen (vgl. Fig. 59), und die Grenze zwischen seinen Wandzellen und den umliegenden Zellen der Innenzone tritt in Folge dessen nicht ganz scharf hervor. Ähnliche Bilder haben wahrscheinlich bei Vögeln SEDGWICK (LIV, 1880), bei Reptilien HOFFMANN (XXIII, 1889) und bei Säugethieren KUPFFER (XXXI, 1865) und RIEDL (L, 1887) zu der falschen Annahme geführt, dass die Endstücke der Nierengangäste mit diesem Gewebe in Verbindung stehen und durch Betheiligung seiner Zellen weiterwachsen.

In der nächstfolgenden Zeit verändert sich die Gestalt der Kanälchenanlagen recht bedeutend. Ihre peripherische Partie verbreitert sich stark und gleichzeitig stülpt sich die obere Wand ins Lumen ein; der cylindrische Theil wächst in die Länge und biegt sich nach unten. Bald findet man zu dieser Zeit die Einstülpung der dorsalen Wand am meisten hervortreten (vgl. Fig. 62), bald die Biegung des cylindrischen Theiles (vgl. Fig. 61).

In den späteren Stadien gleichen sich diese Differenzen aus, und die Kanälchenanlagen weisen, sagittal durchschnitten, die Form eines stark geschlängelten **S** auf, wie wir dieselbe auf Fig. 63 vorfinden. Der cylindrische Theil der Anlage liegt dem Nierengangaste eng an und drückt sich — wie das Nachbarpräparat zeigt — in seine Wand hinein, verläuft dann in einer Schlinge nach der Seite und unten. Hier geht er in den schalenförmigen Endtheil über, während das Wandepithel gleichzeitig an Höhe stark abnimmt (vgl. Fig. 63), und zwar dasjenige, welches sich in die konvexe Wand der Schale — das spätere äußere Blatt der Glomeruluskapsel — fortsetzt in bedeutenderem Grade als dasjenige, welches in die obere konkave Wand derselben — das spätere innere Blatt der Glomeruluskapsel oder das Knäuelepithel — übergeht.

In die Spalte zwischen der konkaven Wand des Endtheiles und

dem unteren Schenkel des cylindrischen Kanälchentheiles wächst jetzt das Außenzonengewebe mit Gefäßen hinein.

Es folgt nun auch bald die Verschmelzung zwischen der Wand der Anlage und derjenigen des Nierengangastes. An der Verlöthungsstelle weichen die Zellen der beiden Epithelien aus einander, und hierdurch wird die Kommunikation zwischen den beiden Lumina herbeigeführt (vgl. Fig. 64).

Von der späteren Entwicklung des jungen Harnkanälchens soll hier nur noch erwähnt werden, dass die Schlinge des cylindrischen Theiles in der nächstfolgenden Zeit an dem verbreiterten Endtheil vorüber nach unten wächst.

Frühere Untersuchungen über die Nierenentwicklung der Vögel.

Was die ältere Litteratur über die Nierenentwicklung der Vögel betrifft, so wird auf den ausführlichen geschichtlichen Theil in BORNHAUPT's Arbeit (III, 1867, p. 5—17) hingewiesen.

Die erste genauere Untersuchung, die uns hier interessirt, ist diejenige von REMAK (XLVII, 1855). Nach ihm »zeigen sich am sechsten Brüttage hinter der Kloake neben und nach innen von den Ausführungsgängen der Urniere zwei zapfenförmige Körper in dem Blasteme der Beckenwand eingebettet. Man unterscheidet an ihnen eine in die Faserschicht der Darmwand übergehende Rinde und einen durch ein blind endigendes Epithelialrohr gebildeten hellen Achsentheil, der mit dem die Kloake auskleidenden Drüsenblatte zusammenhängt. Diese Körper sind die Anlagen der Nieren, die demnach in Bezug auf Entstehung und Zusammensetzung mit den Anlagen der Lungen, des Pankreas und der Speicheldrüsen im Wesentlichen übereinkommen. Die fernere Entwicklung bietet mit der der Lungen ebenfalls eine große Ähnlichkeit. Es verdickt sich nämlich die Faserschicht, während im Inneren das Epithelialrohr mit großer Regelmäßigkeit sich verästelt« (Taf. VI, Fig. 83—85).... »Bis zum zehnten Tage haben sämmtliche Epithelialröhrchen noch einen gestreckten Verlauf. Demnächst beginnen die Endäste, und zwar in dem hintersten Theile der Niere am frühesten, sich rasch zu verlängern und eine geschlängelte Lage anzunehmen, ohne jedoch Anastomosen zu bilden. Alsdann ist der Gegensatz zwischen Rinden- und Marksubstanz gegeben.« Die blinden Enden der Epithelialröhrchen werden, wenn sie auf die Gefäßknäuel treffen, napfförmig eingestülpt (§ 175, p. 121).

Ohne neue Thatsachen zu bringen, bestätigen die Untersuchungen

von Rathke (XLV, 1861) und Kölliker (XXVIII, 1861) Remak's Angaben.

Fünf Jahre später zeigte Kupffer (XXXII, 1866), dass der Nierengang beim Hühnchen, so wie bei Säugethieren, nicht, wie frühere Untersucher meinten, aus der Kloakenwand hervorgeht, sondern aus dem Wolff'schen Gange hart oberhalb seiner Einmündung in die Kloake, dass dann aber der Nierengang sich gleich von dem Wolff-schen Gange zu trennen anfängt, so dass derselbe bereits 20—24 Stunden später etwas dorsalwärts von dem Wolff'schen Gange in die Kloake einmündet. Dieses Stadium hat nach Kupffer Remak für das primäre gehalten, wenn er die Nierenanlage vom Wolff-schen Gange gesondert in die Kloake einmünden ließ und demnach dieselbe als aus dem Darme hervorgewachsen ansah. Die fernere Entwicklung der Niere sah Kupffer in der von Remak beschriebenen Weise vor sich gehen: »Der Nierenkanal treibt aus seinem blinden Ende und an seiner äußeren Seite in drei von einander abgesetzten Gruppen hohle Sprossen hervor, die sich weiterhin gabelig theilen und verlängern. Ob direkt aus demselben durch einfache Verlängerung die Epitheliallage der Harnkanälchen hervorgehe, wie Remak behauptet, kann ich weder bestätigen noch bestreiten« (p. 474—475).

Eine genaue und treffende Beschreibung der ersten Nierenentwicklung liefert uns die Arbeit von Bornhaupt (III, 1867). »Am Ende des fünften, Anfang des sechsten Tages treten über dem hinteren Ende des Wolff'schen Körpers und einwärts von den Kardinalvenen, in dem zwischen der Wirbelsäule und den Wolff'schen Körpern gelegenen Gewebe des mittleren Keimblattes die Nierenanlagen auf. Um diese Zeit findet man nämlich in der bezeichneten Gegend jederseits einen cylinderförmigen, zur Längsachse des Körpers parallel gestellten Körper, dessen Zellen sich dadurch von den bindegewebigen Elementen der Umgebung unterscheiden, dass sie dichter an einander liegen und vom Karmin stärker gefärbt werden. Um dieselbe Zeit zeigt der Wolff'sche Gang, dessen Lumen an diesem Tage nach hinten zu sehr erweitert ist, unmittelbar an der Stelle, wo er einen Winkel macht, um sich nach unten zur seitlichen Erweiterung der Kloake zu begeben, eine sehr beträchtliche Ausbuchtung seiner hinteren und inneren Wand. Indem diese Ausbuchtung sich zu einer hohlen Sprosse auszieht, dringt sie in den von mir als Nierenanlage bezeichneten Körper ein. Diese Hohlsprosse wächst zuerst nach oben und, dann einen rechten Winkel bildend, nach vorn aus, wo sie an die innere Seite der Kardinalvene zu liegen kommt« (p. 41)....

»Während die Nierenanlage sich nach vorn zu erweitert, ordnen sich die Zellen derselben in sehr charakteristischer Weise an. Im Centrum bilden sie Reihen, welche radiär zur Achse des Kanals gestellt sind, an der Peripherie koncentrische Ringe um die Achse des Cylinders, den die ganze Nierenanlage vorstellt« (p. 41). BORNHAUPT beschreibt dann weiter, wie der Nierengang sich bald von dem WOLFF-schen Gange nach unten trennt und stark nach vorn in die Länge wächst, während durch Hohlsprossen aus demselben primäre Äste hervorgehen. »Um diese primären Äste gruppiren sich die Zellen eben so, wie ursprünglich um den Nierenkanal. Bald ändert sich indessen hier das Bild, indem die der Wand des primären Astes zunächst liegenden, dunkler gefärbten Zellen sich zu runden Körpern zusammenziehen, die Anfangs durch keinen Kontour von der Umgebung getrennt sind. Diese runden Zellkörper bekommen alsbald in ihrem Inneren eine Höhle und werden darauf, indem diese Höhle mit der des primären Astes in Verbindung tritt, zu sekundären Ästen des Nierenkanals. Als solche setzen sie sich durch einen scharfen Kontour von der Umgebung ab. Um diese sekundären Äste reihen sich die Zellen in koncentrischen Reihen an« (p. 42). Über die Entstehung der MALPIGHI'schen Körperchen in den bleibenden Nieren kann der Verfasser »nur so viel mittheilen, dass sie ungefähr am neunten Tage, getrennt von den Anlagen der Nierenkanälchen, ähnlich, wie im WOLFF'schen Körper, entstehen« (p. 43).

Wie hieraus hervorgeht, ist die Darstellung der Nierenentwicklung, welche BORNHAUPT giebt, im Wesentlichen vollkommen richtig, nur seine Beschreibung der Entstehung der sekundären Äste des Nierenganges als eine von den primären isolirte ist ganz falsch, und man bekommt hier den Eindruck, als hätte der Verfasser die Entstehung der sekundären Äste des Nierenganges mit derjenigen der Harnkanälchen verwechselt.

Ähnlich wie BORNHAUPT schildern FOSTER und BALFOUR (X, 1876) (vgl. auch I, 1876) die erste Anlage der Niere beim Hühnchen. Vom oberen Ende des Ureter dringen dann später Aussackungen unter rechten Winkeln in »die intermediäre Zellmasse« (= BORNHAUPT'S »Nierenanlage«, s. oben) ein. Indem sich diese verlängern und aufwinden, bilden sich die Harnkanälchen, während das sie umgebende Mittelblattgewebe direkt in die MALPIGHI'schen Körperchen und das Kapillarnetz der Niere übergeht. »Aus ihrer Bildungsweise ergiebt sich also, dass die bleibenden Nieren einfach Theile desselben Septums, dem der WOLFF'sche Körper angehört, sind, und dass ihre

Scheidung von diesem somit von ganz untergeordneter Bedeutung ist« (p. 163).

Gegen die Beschreibung dieser Forscher ist nur einzuwenden, dass nicht nur die Glomeruluskapseln, sondern auch die Harnkanälchen unabhängig von den Ästen des Nierenganges hervorgehen. Was ihre Schlüsse betrifft, so war es, wie schon in der Einleitung angeführt, BALFOUR's Schüler, SEDGWICK, vorbehalten, die Richtigkeit derselben zu beweisen, und wird hier auf die früher angeführten Resultate von SEDGWICK's Arbeit (LIV, 1880) hingewiesen.

Wie aus meiner Darstellung der Nierenentwicklung der Vögel hervorgeht, stimmen meine Resultate mit denen von SEDGWICK, was den Ursprung der Innenzone des metanephrogenen Gewebes betrifft, vollkommen überein, und es ist das Verdienst von SEDGWICK als Erster die Zusammengehörigkeit zwischen dem Muttergewebe der Urniere und demjenigen der Nachniere richtig erwiesen zu haben. Wenn aber SEDGWICK einen allmählichen Übergang der Wandzellen des Nierenganges in diejenigen des metanephrogenen Gewebes (vgl. p. 160—162 und Fig. 23—25 in seiner Arbeit) annimmt, so kann ich ihm darin nicht beipflichten. Wie oben schon hervorgehoben, finde ich überall die Grenze zwischen dem Epithel des Nierenganges und den Zellen des nephrogenen Gewebes ganz scharf. SEDGWICK hat sich hier ohne Zweifel durch Schräg- oder Tangentialschnitte welche allein unmöglich entscheidend sein können, täuschen lassen.

Zusammenfassung der bei den Sauropsiden gewonnenen Resultate.

Da mein Material von Reptilienembryonen sehr beschränkt war, ziehe ich es vor, hier zuerst die Verhältnisse bei den Vögeln kurz zusammenzufassen und dann erst mit den hier gewonnenen Resultaten als Stützpunkt die Verhältnisse bei den Reptilien zu erwähnen und beide mit einander zu vergleichen.

Bei den jungen Vogelembryonen werden die Urwirbel mit dem Cölomepithel durch die sogenannte Mittelplatte verbunden. Diese, welche unsegmentirt ist, besteht aus zwei Zelllagen, einer dorsolateralen und einer ventro-medialen. Durch die erstere wird die laterale Urwirbellamelle mit der parietalen Seitenplatte, durch die letztere die ventro-mediale Urwirbellamelle mit der visceralen Seitenplatte verbunden. Mit der fortschreitenden Entwicklung isolirt sich die Mittelplatte sowohl von dem Urwirbel dorsal-, wie von dem Cölomepithel ventralwärts. Während ihre dorsalen Zellen aus einander weichen und die Gestalt junger Bindegewebszellen annehmen,

behalten die ventralen ihr epitheliales Aussehen bei und bilden jetzt einen Zellstrang, der sich an der medialen Seite des WOLFF'schen Ganges durch die hinteren Segmente bis zur Einmündungsstelle des Ganges in die Kloake erstreckt. Aus den Zellen dieses Stranges, welche durch Theilung an Zahl stark zunehmen, gehen die Urnierenkanälchen hervor. Zuerst treten diese in den mehr cranialwärts gelegenen Segmenten auf, nach und nach kommen sie dann auch in den hinteren zum Vorschein. Die ersten Kanälchenanlagen gehen aus der ventralen oder mittleren Partie des Zellstranges hervor und liegen in einer Reihe neben einander. Dorsalwärts oder gleichzeitig auch ventralwärts von diesen jungen Anlagen sind die Zellen des Stranges in ihrer Anordnung noch unverändert; aus diesen gehen aber später neue Generationen von Kanälchen in ähnlicher Weise, wie die erste sich gebildet hat, hervor[1]. Wir können in dieser Weise primäre, sekundäre, tertiäre etc. Kanälchengenerationen unterscheiden. Die jungen Generationen entstehen vor Allem aus der dorsalen Partie des Stranges, deren Zellen sich stark vermehren, und dementsprechend sieht man, dass von dem WOLFF'schen Gange breite Ausstülpungen dorsalwärts auswachsen, in welche sich die zahlreichen Kanälchen entleeren. Da in dieser Weise aus dem Zellstrange die Urnierenkanälchen hervorgehen, haben wir denselben als das nephrogene Gewebe bezeichnet. Ehe nun aus seiner hintersten Partie Urnierenkanälchen sich gebildet haben, entsteht dort, wo der WOLFF'sche Gang ventralwärts und nach innen umbiegt, als eine Ausstülpung seiner dorso-medialen Wand, der Nierengang. An der Stelle seiner Ausbildung weist das nephrogene Gewebe einen etwas verschiedenen Charakter von dem des mehr cranialwärts gelegenen auf. Es ist nämlich hier mächtiger und lässt zwei Partien unterscheiden, eine dem Nierengange anliegende dichte Zone, welche dem nephrogenen Gewebe der nach vorn liegenden Segmente ähnlich sieht, und eine äußere mehr lockere, welche Bindegewebsnatur zeigt.

Diese zwei Zonen des nephrogenen Gewebes waren nur bei den Mövenembryonen von einander durch deutliche Grenzen geschieden, bei den Enten- und Hühnchenembryonen war dagegen der Übergang zwischen den zwei Zonen, die wir als Innen- und Außenzone bezeichnet haben, ein ganz allmählicher.

---

[1] Den Angaben FÜRBRINGER's (XII, 1878, p. 69), dass die neuen Kanälchengenerationen als solide Sprossen des Peritonealepithels entstehen, welche medial in senkrechter Richtung neben den primären Kanälchen in die Höhe steigen und sich hierauf von ihm abschnüren, liegen, wie schon SEDGWICK (LIV, 1880, p. 157) nachgewiesen hat, keine Thatsachen zu Grunde.

Während die Innenzone die direkte Fortsetzung des nephrogenen Gewebes der vorderen Segmente bildet, setzt sich die Außenzone proximalwärts in das hinter dem letzteren gelegene Bindegewebe fort und verliert sich allmählich in diesem.

In der Folgezeit lässt sich nun die Außenzone immer weiter cranialwärts hinter der Urniere an der dorsalen und medialen Seite der Kardinalvene nachweisen, und der Nierengang wächst mit der Innenzone in diesen Strang hinein. Gleichzeitig treten auch Veränderungen in dem unmittelbar cranialwärts von dem Nierengange dem Wolff'schen Gange anliegenden nephrogenen Gewebe auf. Aus demselben gehen jetzt keine Urnierenkanälchen mehr hervor, und das Gewebe fängt an zu zerfallen. Es degeneriren nicht nur das undifferenzirte nephrogene Gewebe, sondern auch die hier schon gebildeten jungen Kanälchenanlagen. In dieser Weise scheidet sich das früher zusammenhängende nephrogene Gewebe in zwei Partien, nämlich in diejenige, welche dem Wolff'schen Gange anliegen bleibt und die caudale Fortsetzung der Urniere bildet, und in diejenige, welche den Nierengang bedeckt. Die letztere Partie nennen wir das metanephrogene Gewebe, die ganze craniale Partie dagegen das mesonephrogene Gewebe.

Wenn nun der Nierengang mit der Innenzone in die Außenzone hinter der Urniere eine Strecke hinaufgewachsen ist, gehen zahlreiche Äste von ihm ab, die in dorsaler und lateraler Richtung mit dem ihnen anliegenden Innenzonengewebe in die sich um die Kardinalvene ausbreitende Außenzone eindringen. Aus den Zellen der Innenzone gehen die Harnkanälchen der Nachniere in ähnlicher Weise hervor, wie die Urnierenkanälchen aus dem mesonephrogenen Gewebe, während aus den Zellen der Außenzone das interstitielle Gewebe der Nachniere seinen Ursprung nimmt.

Der Unterschied zwischen dem von uns als mesonephrogenes Gewebe bezeichneten und dem als metanephrogenes besteht nach dem oben Angeführten darin, dass während aus dem ersteren nur epitheliale Elemente hervorgehen, und zwar die Kanälchen der Urniere, sich aus dem letzteren sowohl die Kanälchen, wie auch das Bindegewebe der Nachniere bilden. Dieser Unterschied macht eine genauere Erörterung nothwendig.

Das mesonephrogene Gewebe geht, wie schon erwähnt, aus der ventralen Partie der Mittelplatte hervor. Aus der unmittelbar dorsalwärts von dieser gelegenen Partie der Mittelplatte entsteht aber ein junges Bindegewebe, welches das mesonephrogene Gewebe später

medialwärts und dorsalwärts umwächst und dem interstitiellen Gewebe der Urniere seinen Ursprung giebt. Von dem ersteren ist das junge Bindegewebe mehr oder weniger scharf getrennt. Nach hinten zu gegen die Stelle, wo der Nierengang entsteht, sehen wir, dass das dorsale Bindegewebe an Mächtigkeit und Dichte zunimmt, so dass die mehr cranialwärts zwischen dem letzteren und dem nephrogenen Gewebe wahrnehmbaren Grenzen undeutlicher werden. Bei den Mövenembryonen waren diese noch nachzuweisen, bei den Enten- und Hühnchenembryonen dagegen sind sie ganz verwischt. Dieses aus den dorsalen Partien der Mittelplatte hervorgegangene Gewebe, welches sich hier dem nephrogenen Gewebsstrange so eng anschließt, dass dasselbe sich vom letzteren kaum trennen lässt, stellt die von uns als Außenzone bezeichnete Partie des metanephrogenen Gewebes dar.

Wir sehen also, dass die Außenzone des metanephrogenen Gewebes kein neues Gebilde ist, welches für letzteres specifisch wäre, dass sie vielmehr nur die caudale, mächtiger entwickelte Fortsetzung und das Homodynamon desjenigen Gewebes darstellt, aus welchem das Bindegewebe der Urniere hervorgeht. Dass wir früher keine Außenzone des mesonephrogenen Gewebes unterschieden haben, hat nur darin seinen Grund, dass das dorsal- und medialwärts von den Urnierenkanälchenanlagen gelegene junge Bindegewebe sich von dem umliegenden Gewebe unmöglich abgrenzen lässt, was dagegen mit der Außenzone des metanephrogenen Gewebes, wie wir gesehen haben, wegen ihres größeren Zellreichthums in viel höherem Maße der Fall ist.

Schwer zu entscheiden ist die Frage, ob die Thatsache, dass mit dem steigenden Alter der Embryonen die Außenzone sich immer weiter cranialwärts nachweisen lässt, darauf beruht, dass dieselbe von der Entstehungsstelle des Nierenganges, wo sie am frühesten nachweisbar ist, nur durch Vermehrung ihrer Zellen allein cranialwärts wächst, oder ob die dorsale Partie des hinter der Urniere gelegenen jungen Bindegewebes, welche aus entsprechenden Theilen der Mittelplatte wie die Außenzone stammt, sich der letzteren anschließt und sich von der ventralen Partie allmählich trennt.

Die vielen Mitosen, welche in der Außenzone vorkommen, und welche, was die ganz überwiegende Zahl betrifft, mit ihren Spindelachsen parallel zur Längsrichtung des Stranges gestellt sind, beweisen, dass hier eine starke Zellvermehrung stattfindet. Andererseits scheint der immer vorhanden gewesene Übergang des Stranges cranialwärts in das dorsale Bindegewebe der Urniere darauf hinzu-

deuten, dass auch Zellen von dem letzteren sich dem Strange anschließen, dass, mit anderen Worten, der Außenzonenstrang sowohl durch das Emporwachsen von unten wie durch Aufnahme der schon von vorn herein in seiner Wachsthumsbahn sich befindenden Zellen an Länge und Breite zunimmt.

Nach dieser Übersicht der Entwicklungsweise der Niere der Vögel wenden wir uns jetzt zu den Reptilien.

Bei dem jüngsten Embryo mit 32 Urwirbeln fanden wir hier die hinteren Urwirbel mit den Seitenplatten durch die aus zwei Zelllagen bestehende unsegmentirte Mittelplatte verbunden. Lateral von dieser letzteren, derselben dicht anliegend, verlief der Wolff'sche Gang. Im letzten Segmente lagen die beiden Blätter der Mittelplatte einander eng an und bildeten an den Querschnitten zwei parallel verlaufende Zellreihen (vgl. Fig. 2). Von der Mitte des 31. Segmentes ab nach vorn zu bemerkten wir sowohl in den Segmenten wie zwischen ihnen kleine kugelförmige, durch das Auseinanderweichen der beiden Zelllagen entstandene Verdickungen in der Mittelplatte. Diese Verdickungen nahmen cranialwärts an Größe und Selbständigkeit zu, indem sie sich sowohl von einander wie von den Urwirbeln und dem Cölomepithel lösten. Endlich stellten sie zwischen diesen beiden gelegene Epithelbläschen dar, welche noch weiter cranialwärts mehr und mehr die Gestalt eines Urnierenkanälchens annahmen und schließlich schon mit dem Wolff'schen Gange in Verbindung standen. Nach diesem allmählichen Übergang der kleinen Verdickungen der Mittelplatte der hinteren Segmente in die schon entwickelten Urnierenkanälchen der vorderen, müssen wir die ersteren als junge Kanälchenanlagen auffassen.

Bei den drei nächst älteren Embryonen (mit 42, 45 und 48 Urwirbeln) hätten wir nun erwarten sollen, dass in den entsprechenden Segmenten anstatt der oben beschriebenen jungen Urnierenkanälchenanlagen des Embryo mit 32 Urwirbeln mehr entwickelte Anlagen sich befunden hätten. So war es aber nicht. Anstatt der Mittelplatte mit ihren Kanälchenanlagen fanden wir bei diesen Embryonen einen aus dicht gedrängten epithelial aussehenden Zellen bestehenden unsegmentirten Strang, welcher sich an der dorso-medialen Seite des Wolff'schen Ganges von seiner Einmündungsstelle in die Kloake, ohne jeden Zusammenhang weder mit dem Urwirbel noch mit dem Cölomepithel aufzuweisen, nach vorn zu erstreckte. Diesen Zellstrang, welcher die direkte caudale Fortsetzung der Urnierenkanälchen bildete, haben wir nach seiner Beziehung zur Urniere als

das nephrogene Gewebe bezeichnet. Wir fanden nämlich, dass die Urnierenkanälchen der hinteren Segmente aus diesem Gewebe entstanden, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten, so dass es, obgleich geringe Schwankungen vorkamen, als Regel galt, dass die hintersten Kanälchenanlagen die jüngsten waren.

Bezeichnen wir die Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Kloake mit o, die am meisten caudalwärts nachweisbare Urnierenkanälchenanlage mit ×, so lassen sich die Lage der letzteren und die Ausdehnung des noch undifferenzirten nephrogenen Gewebes bei den drei erwähnten Embryonen folgendermaßen darstellen:

Segment 33 32 31 30 29 28 27
Embryo 42 Urwirbel o . . . . ×
Embryo 45 Urwirbel o . . . . ×
Embryo 48 Urwirbel o . . . . ×

Während wir also bei dem Embryo mit 32 Urwirbeln die letzte Urnierenkanälchenanlage im 31. Segmente vorfanden, treffen wir bei einem Embryo mit 42 Urwirbeln auf die letzte Anlage erst zwischen dem 27. und 28. Segmente und selbst bei einem Embryo mit 48 Urwirbeln erst im 30. Segmente. Was ist dann aus allen denjenigen Anlagen geworden, welche wir zwischen dem 31. und 27. Segmente bei dem jungen Embryo vorfanden? Aus früher erwähnten Gründen bin ich leider nicht im Stande, diese Frage mit der erwünschten Sicherheit zu beantworten. Ich glaube aber, dass die Verhältnisse, die wir bei den drei älteren Embryonen vorgefunden haben, von jenen bei dem jüngeren Embryo nur durch die Annahme sich erklären lassen, dass die als junge Urnierenkanälchenanlagen gedeuteten Bildungen der hintersten Segmente bei dem letzteren sich nicht weiter entwickelt, ihre Zellen vielmehr die radiäre Anordnung später aufgegeben und in dieser Weise das nephrogene Gewebe gebildet haben.

Um bestimmen zu können, wie weit nach vorn zu dieser Process sich erstreckt hat, fehlt es mir bis jetzt noch an Material, ich bin aber geneigt es für wahrscheinlich zu halten, dass derselbe sich jedenfalls nicht weiter als bis zum 25. Segmente ausdehnt.

Die Bedeutung dieses Processes, durch welchen aus der Mittelplatte anstatt einer Reihe in Zahl sehr beschränkter Urnierenkanälchen, wie in den vorderen Segmenten, ein Material geliefert wird, aus welchem später mehrere Reihen von Kanälchen hervorgehen können, wird erst später, nachdem wir auch die

Verhältnisse bei den Säugern kennen gelernt haben, im letzten Kapitel dieser Arbeit ihre genauere Erwähnung finden.

Was die Entstehung mehrerer Kanälchenreihen betrifft, so haben wir gesehen, dass die erste Generation der Kanälchen aus der ventralsten Partie des nephrogenen Gewebes ihren Ursprung nahm, während aus der dorsalen Partie des letzteren später eine zweite, resp. dritte Generation etc. von Kanälchen hervorging, so dass in derselben Transversalebene die ventrale Kanälchenanlage die älteste, die dorsale die jüngste darstellte[1].

Der einzige wesentliche Unterschied zwischen den bis jetzt erwähnten Entwicklungsvorgängen bei *Lacerta* und den früher bei den Vögeln geschilderten besteht, wie man einsehen wird, in der Entstehungsweise des nephrogenen Gewebes. Während letzteres bei den Vögeln in den hinteren Segmenten aus der ventralen Partie der Mittelplatte durch einfache Abschnürung derselben von den Urwirbeln und vom Cölomepithel entsteht, so sehen wir in den entsprechenden Segmenten bei *Lacerta*, dass die Zellen der Mittelplatte sich zuerst in einer Weise anordnen, als würden aus denselben wie in den weiter nach vorn liegenden Segmenten eine Reihe von Kanälchenanlagen direkt hervorgehen, dass dann aber die Entwicklung in dieser Richtung nicht weiter fortschreitet, dass die Zellen vielmehr sich zu einem Strange sammeln, welcher dem nephrogenen Gewebe bei den Vögeln ganz ähnlich sieht, und aus welchem Urnierenkanälchen ganz so wie bei den Vögeln später hervorgehen.

Bei dem nächst älteren Embryo, der mir zur Verfügung stand (1,6 cm), war der Nierengang schon gebildet und stellte einen länglichen, taschenförmigen Blindsack dar (vgl. Textfig. 1), welcher durch einen kurzen, breiten Stiel mit dem untersten Ende des Wolff'schen Ganges verbunden war. Die mediale Wand des Nierenganges und seine dorsale Kante fanden wir von einem zellreichen Gewebe umgeben, an welchem wir eine dem Nierengange anliegende dichtere Partie und eine mehr lockere peripherische zu unterscheiden vermochten. Diese zwei Partien waren von einander durch keine scharfen Grenzen getrennt. Cranialwärts setzte sich dieses Gewebe auch oberhalb des Nierenganges, an Dichte etwas abnehmend, an der medialen Seite der Kardinalvene und des Wolff'schen Ganges, vom letzteren jedoch durch ein gefäßreiches, lockeres Bindegewebe ge-

[1] Man sieht also eine ganz andere Entstehungsweise der verschiedenen Kanälchengenerationen, als wie sie Hoffmann (XXIII, 1889) angiebt.

trennt, weiter fort. Dort, wo die Urnierenkanälchen auftraten, wurde die ventrale Partie dieses Gewebes sehr dünn und verlor sich allmählich in das medialwärts zwischen den ersteren und der Aorta gelegene Bindegewebe, die dorsale Partie setzte sich aber noch ein Stück weiter cranialwärts fort.

Bei dem nächst älteren Embryo (2 cm) war der Nierengang sowohl in cranialer wie in caudaler Richtung in die Länge gewachsen. Von ihm gingen dorsalwärts zahlreiche, ungefähr parallel verlaufende Äste ab. Medial von den letzteren befanden sich in der ventralen Partie der Nierenanlage (vgl. Textfig. 2) mehrere recht weit entwickelte Harnkanälchenanlagen, die von einander durch ein junges Bindegewebe getrennt waren. Dorsalwärts von den älteren Anlagen begegneten uns zahlreiche jüngere. Diese standen zum Theil noch mit dem die peripherischen Endstücke der Nierengangäste umgebenden außerordentlich dichten Gewebe in Verbindung, welches die dorsalste Partie der Nierenanlage einnahm. Dies Gewebe setzte sich in cranialer Richtung, nachdem der Nierengang aufgehört hatte, als ein an Querschnitten runder Strang an der medialen Seite der Kardinalvene (Textfig. 3) weiter fort. Die ganze mittlere Partie dieses Stranges wurde von dicht zusammengedrängten Zellen mit runden, chromatinreichen Kernen eingenommen, die peripherische Partie dagegen von mehr spindelförmigen Zellen, welche zum Theil eine koncentrische Schichtung um die central gelegenen aufwiesen, und deren Kerne weniger intensiv sich färbten. Nach aufwärts wurde dieser Strang allmählich dünner.

Bei einem älteren Embryo (2,9 cm) war nun das obere Ende des Nierenganges in diesen Strang emporgewachsen, junge Harnkanälchenanlagen waren im Begriff, sich aus diesem heraus zu differenziren. Zwischen diesen Anlagen befand sich auch junges Bindegewebe.

Da aus dem dichten Gewebe, welches den Nierengang des 1,6 cm langen Embryo bedeckte, unzweifelhaft sowohl die Kanälchen wie das interstitielle Gewebe der Nachniere hervorgehen, können wir dasselbe als das metanephrogene Gewebe bezeichnen.

Wie sind nun die Verhältnisse, die wir bei dem 1,6 cm langen Embryo antreffen, von denen des Embryo mit 48 Urwirbeln abzuleiten?

Eine sichere Antwort hierauf zu liefern bin ich wegen der sich eben hier befindenden Lücke in meinem Material nicht im Stande und vermag mich darum hierüber nur vermuthungsweise zu äußern.

Wenn wir die Verhältnisse bei den Vögeln in Betracht ziehen,

so müssen wir wohl denken, dass der Nierengang bei *Lacerta* als eine taschenförmige Ausstülpung der dorsalen Wand des untersten Theiles des WOLFF'schen Ganges entstanden ist, dass diese dorsalwärts weiter gewachsen ist und sich sowohl in cranialer, wie auch in caudaler Richtung verlängert hat, wodurch dann der Nierengang eine Gestalt gewonnen hat, wie diese uns bei dem 1,6 cm langen Embryo begegnet. Viel schwieriger dürfte aber das Verhalten des nephrogenen Gewebes bei diesem Embryo von jenem des jüngeren abzuleiten sein. Von den hier denkbaren Möglichkeiten halte ich vorläufig die folgende für die wahrscheinlichste. Aus dem nephrogenen Gewebe haben sich bis in das 30. oder 31. Segment hinein Urnierenkanälchen entwickelt. Die dann folgende Partie desselben, welche zwischen den letzten Urnierenkanälchen und demjenigen Theile, welcher die mediale Wand des jungen Nierenganges bedeckte, sich befand, ist degenerirt. Für diese Annahme könnte die Thatsache sprechen, dass man bei dem 1,6 cm langen Embryo in der direkten caudalen Fortsetzung der Urnierenkanälchen nur ein helles, gefäßreiches Bindegewebe antrifft, ganz so wie es bei den Vögeln nach der Degeneration der Fall war. Es war mir jedoch bei dem *Lacerta*-Embryo unmöglich, in diesem Gewebe auch nur ein einziges von den bei den Vögeln beschriebenen Körnchen zu entdecken.

Nach dieser Annahme wäre dann diejenige Partie des nephrogenen Gewebes, welche dem Nierengange bei dem 1,6 cm langen Embryo am nächsten gelegen ist und sich durch ihre Dichte hervorhebt, was ihre Entstehungsweise betrifft, mit der Innenzone desselben Gewebes bei den Vögeln zu vergleichen, und eben so die peripherische lockere Partie in ähnlicher Weise mit der Außenzone. Auch die craniale Fortsetzung des nephrogenen Gewebes wäre nach dieser Auffassung der Außenzone zuzurechnen, und zwar wäre die dorsale Partie derselben, welche hinter die letzten Urnierenkanälchen sich emporstreckte, mit dem entsprechenden Theile des Außenzonenstranges der Vögel (vgl. Fig. 47 und 52) zu vergleichen, während die ventrale Partie aus demjenigen Gewebe hervorgegangen zu denken wäre, welches für die Lieferung des Bindegewebes des untersten Theiles der Urniere ursprünglich bestimmt war. Für diesen Ursprung der ventralen Partie könnte die Thatsache sprechen, dass dieselbe eine direkte Fortsetzung des medialwärts von den jungen Kanälchen gelegenen dichteren Bindegewebes bildet und an Ausbreitung bedeutend zunimmt, sobald die Urniere aufgehört hat.

Den Übergang von dem Verhalten des nephrogenen Gewebes

bei dem 1,6 cm langen Embryo zu demjenigen bei dem 2 cm langen stelle ich mir dann in der Weise vor, dass aus den Zellen der Innenzone, und zwar zuerst aus ihrer ventralen Partie (vgl. dasselbe Verhalten in der Urniere) Harnkanälchenanlagen hervorgegangen sind, während die Zellen der Außenzone das interstitielle Gewebe, welches wir hier zwischen den ventralen Kanälchen vorfinden, geliefert haben. Die dorsale Partie der Innenzone, welche die Endstücke der Nierengangäste umgiebt, und an die die weitere Produktion junger Kanälchen geknüpft ist, hat durch Theilung ihrer Zellen an Mächtigkeit außerordentlich stark zugenommen und ist in den Außenzonenstrang dem Nierengange voraus emporgewachsen. Wenn dann später der Nierengang in diesen Strang hineindringt, gehen aus den Zellen der Innenzone neue Harnkanälchen in ähnlicher Weise, wie es weiter unten der Fall war, hervor, während aus jenen der ursprünglich sich hier allein befindenden Außenzone, welche jetzt die Peripherie des Stranges einnehmen und vielleicht auch zwischen den Zellgruppen der Innenzone vorhanden sein können, das Bindegewebe der Niere entsteht.

Nach dieser Annahme wäre dann zwischen den Vögeln und der *Lacerta* der Unterschied vorhanden, dass während bei den ersteren die Innenzone mit dem Nierengange zusammen in den Außenzonenstrang hineinwüchse, bei der letzteren die Innenzone schon vor dem Nierengange in diesen Strang hineingedrungen wäre.

Wenn nicht als festgestellt, muss ich es nach meinen Untersuchungen jedenfalls als sehr wahrscheinlich ansehen, dass derjenige Zellstrang, welcher von der dorsalen Partie der Nierenanlage in cranialer Richtung der Kardinalvene entlang (vgl. Textfig. 2 und 3) zieht, sowohl das Bildungsmaterial für die späteren Harnkanälchen wie für Bindegewebe in sich einschließt.

Nach den Zeichnungen (Fig. 21 und 23), welche Wiedersheim in seiner p. 32 erwähnten Arbeit (LXI, 1890) giebt, kann ich kaum daran zweifeln, dass der oben erwähnte Zellstrang (vgl. meine Textfigur 2 und 3) mit dem von ihm als »*Mt.B*« bezeichneten Gewebe identisch ist. Wenn nun nach Wiedersheim aus dem letzteren nur das Bindegewebe der Niere der Schildkröten und Krokodile hervorgehen soll, und dieses Gewebe mit der Entstehung der drüsigen Theile der Niere nichts zu schaffen hat (p. 446), so stehen diese Angaben nicht nur mit den meinigen an *Lacerta* gewonnenen Resultaten im schärfsten Widerspruch, sondern auch mit denjenigen von Gregory (XVII, 1900); diese findet nämlich bei Schildkröten, dass

eben die Kanälchen der bleibenden Niere aus diesem Strange hervorgehen.

Wenn Wiedersheim weiter (s. die Litteraturübersicht p. 31) das epithelliefernde Gewebe der bleibenden Niere aus Zellsträngen ableitet, welche von dem caudalen Urnierenende in dorsaler Richtung gegen den Nierengang sprossen (vgl. seine Fig. 24), so liegt dieser Angabe unzweifelhaft die ganz richtige Beobachtung zu Grunde, dass die Innenzone der Nierenanlage und das mesonephrogene Gewebe Anfangs mit einander zusammenhängen und ganz dieselbe Natur ihrer Zellen aufweisen. Dass der Zusammenhang zwischen beiden in einigen Fällen länger bestehen bleiben kann, als in anderen, habe ich für die Vögel gezeigt (vgl. Textfig. 11). Ähnliche Verhältnisse können wahrscheinlich auch bei den Reptilien vorkommen, wodurch ein Bild wie Wiedersheim's Fig. 24 hervorgehen würde. Dies Bild lässt sich aber in einfacher Weise auf ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir bei den Vögeln gefunden haben, beziehen.

Leider finden wir bei Wiedersheim eben so wenig wie bei Gregory Aufklärung über das spätere Schicksal des caudalen Theiles des mesonephrogenen Gewebes. Die erste Entwicklung der bleibenden Niere der Reptilien ist uns darum immer noch recht dunkel, und viele Lücken in unseren Kenntnissen sind eben hier auszufüllen.

Was schließlich die Entwicklung der Harnkanälchen bei *Lacerta* betrifft, so geht diese in ähnlicher Weise vor sich, wie bei den Vögeln, wir bemerken jedoch, dass die Harnkanälchen bei *Lacerta* gewöhnlich größer und plumper sind, als sie es in den entsprechenden Stadien bei den Vögeln sind. Bei beiden sehen wir die große Übereinstimmung zwischen dem Entwicklungsmodus der Harnkanälchen der Urniere und denjenigen der bleibenden Niere. Überall geht aus den Zellen des nephrogenen Gewebes zuerst eine kleine solide Kugel hervor; die radiär gestellten Zellen weichen etwas aus einander, und ein Lumen entsteht in der Mitte der Kugel, welche also jetzt ein Bläschen darstellt. Indem nun das Bläschen an Größe zunimmt, bleibt seine von dem Wolff'schen Gange resp. von dem Nierengangaste abgekehrte Wand noch in Zusammenhang mit dem hier gelegenen nephrogenen Gewebe, seine dem Sammelgange zugekehrte Wand wächst dagegen gegen den letzteren in einen cylindro-conischen Fortsatz aus, welcher sich in die Wand des Sammelganges hineindrückt. Gleichzeitig biegt sich die eine Wand des Bläschens in das Lumen hinein, so dass die Kanälchenanlage die Gestalt eines Löffels bekommt. Die eingebogene Wand des Bläschens besitzt

immer ein höheres Epithel als die gegenüberliegende konvexe; das Epithel der ersteren stellt die Anlage des inneren Blattes der Glomeruluskapsel dar, dasjenige der letzteren die Anlage des äußeren Blattes. Eine vollständige Trennung zwischen der Wand der Kanälchenanlage und den Zellen des nephrogenen Gewebes tritt nun ein, und der Fortsatz gegen den Sammelgang, welcher mittlerweile in die Länge gewachsen ist und sich leicht gebogen hat, tritt mit der Wand des Sammelganges in Verbindung, und die beiden Lumina verschmelzen. In die schalenförmige Aushöhlung der Anlage wächst von der Umgebung Bindegewebe mit Gefäßen hinein.

Wir sehen also, dass derjenige Theil der Kanälchen, welcher zuerst angelegt wird, die Glomeruluskapsel ist, und dass erst später aus dieser die übrigen Theile der Kanälchen hervorgehen. Auffallend ist es auch, wie früh in der Entwicklung wir den Unterschied zwischen den beiden Blättern der Glomeruluskapsel zu beobachten vermögen.

Im Gegensatz zu den Harnkanälchen gehen die Sammelgänge der Nachniere der Sauropsiden durch Theilung der Nierengangäste hervor.

Säugethiere.

Kaninchen.

Das nephrogene Gewebe, seine Entstehung und sein Verhalten bis zum Auftreten des Nierenganges.

Ich beginne die Darstellung der Entwicklung der Nachniere des Kaninchens mit der Beschreibung eines Embryo mit 26 Urwirbeln — Stadium IV[1] —, und zwar mit der Schilderung der Verhältnisse im vorletzten Segmente. Ein Querschnitt durch die Mitte desselben ist in Fig. 65 wiedergegeben.

Der Urwirbel, welcher aus einem Epithelmantel und einem Kerne besteht, ist von viereckiger Form und springt nach innen zu gegen die Chorda etwas vor. Nach unten und außen setzt sich der Epithelmantel des Urwirbels in die Mittelplatte (*Mp*) fort. Diese besteht aus länglichen Zellen, welche in ihrem lateralen Theile in zwei, einander parallel gelegenen Reihen angeordnet sind, und zwar in einer dorsalen und einer ventralen Reihe. Medialwärts gegen den Urwirbel zu ist dieses Verhalten der Zellen weniger ausgeprägt, und gleich-

[1] Was die genauere Charakterisirung der einzelnen hier erwähnten Stadien betrifft, so verweise ich auf das gleichzeitig mit dieser Arbeit erscheinende Werk von Rabl, Über die Entwicklung des Gesichts. (Leipzig, W. Engelmann.) Heft 1. 1902.

zeitig verlieren sie hier ihr cylindrisches, epitheliales Aussehen und nehmen Spindelform an.

Der Zusammenhang zwischen dem Urwirbel und der Mittelplatte ist derartig gestaltet, dass die dünnere laterale Epithellamelle des ersteren in die dorsalen Zellen der letzteren übergeht, während die bedeutend dickere ventrale Urwirbellamelle sich theils in die mediale Partie der Mittelplatte und theils in die zwischen letzterer und der Wand der primitiven Aorta (*p.Ao*) gelegenen Zellen fortsetzt.

Lateralwärts liegen die Zellen der Mittelplatte dem Cölomepithel (*Cep*) dicht an und scheinen in das letztere, welches hier lateralwärts hervorgewölbt ist, wie hineingepresst zu sein. An der Berührungsstelle sind die Zellen des Cölomepithels ganz niedrig, nehmen dann aber nach beiden Seiten hin an Höhe zu, während ihre Basaltheile von dieser Stelle divergiren.

Dorsalwärts liegt der Wolff'sche Gang (*W.G*), welcher hier noch kein Lumen besitzt, der Mittelplatte an, und dorsal von diesem wieder stößt man auf die kleine Vena cardinalis (*V.c*).

Verfolgen wir nun die Serie nach hinten, so begegnen uns im letzten Segmente (dem 26.) Verhältnisse, die von den eben geschilderten wenig abweichen. Nur tritt der Zusammenhang zwischen der hier dünneren ventralen Urwirbellamelle und der ventralen Zellreihe der Mittelplatte deutlicher hervor als im vorletzten Segmente. Außerdem bemerkt man in der Mitte des Segmentes ein etwas anderes Verhalten der Mittelplatte zum Cölomepithel. Hier liegen nämlich die Zellen der ersteren dem letzteren nicht nur dicht an, man bekommt vielmehr den Eindruck, als ob sich die dorsale Zellreihe der Mittelplatte in die parietale Seitenplatte, die ventrale Reihe in die viscerale Seitenplatte umbiegen und direkt fortsetzen würde.

Beiderseits von der Mitte des Segmentes tritt auch hier ein Verhalten zwischen der Mittelplatte und dem Cölomepithel auf, wie für das 25. Segment geschildert.

An mehreren Stellen stoßen wir in der lateralen Partie der Mittelplatte auf Mitosen, welche immer der Mitte derselben genähert sind.

Verfolgen wir andererseits die Serie in der Richtung nach vorn von dem 25. Segmente, so tritt die Differenz zwischen der medialen und lateralen Partie der Mittelplatte immer deutlicher hervor, indem die Zellen der ersteren aus einander rücken und mehr den umliegenden Mesodermzellen ähnlich werden, während diejenigen der lateralen Partie ihr epitheliales Aussehen bewahren und dem Cölomepithel dicht anliegen.

Kurz hinter der Mitte des 24. Segmentes tritt nun eine Veränderung in der Anordnung dieser Zellen auf und zwar, wie aus Fig. 66 hervorgeht, in der Weise, dass dieselben radiär gestellt werden. Einige Schnitte weiter nach vorn zu ist nichts von dieser radiären Stellung mehr zu sehen, die Zellen weisen wieder ihre frühere Anordnung in zwei parallelen Reihen auf. Dagegen bringt ein Schnitt durch den vorderen Theil des Segmentes wieder das Bild einer radiären Anordnung dieser Zellen. An zwei Stellen hat sich also in diesem Segmente aus den Zellen der lateralen Partie der Mittelplatte eine solide Zellkugel gebildet, welche mit den Zellen des übrigen Theiles dieser Partie eng zusammenhängt.

Wie Schnitte durch die folgenden Segmente lehren, gehen aus diesen Zellkugeln, welche an Größe zunehmen und sich von den umliegenden Zellen isoliren, die Urnierenkanälchen in einer Weise, die später genauer geschildert werden soll, hervor. Wir bezeichnen darum den lateralen Theil der Mittelplatte, aus welchem sie hervorgehen, als das nephrogene Gewebe.

Stadium: Kurz vor V.

Ein Querschnitt durch die Mitte des 30. Segmentes dieses Embryo ist in Fig. 78 dargestellt. Zwischen Urwirbel und Cölomepithel (*Cep*) befindet sich medial von dem WOLFF'schen Gange (*W.G*) ein Gewebe (*Mp*), welches wir gleich als die bei dem jüngeren Embryo geschilderte Mittelplatte (vgl. Fig. 65) wiedererkennen. Als wesentliche Unterschiede zwischen dem Verhalten der Mittelplatte hier und bei dem jüngeren Embryo bemerken wir, dass ihre Verbindung sowohl mit dem Urwirbel als mit dem Cölomepithel lockerer geworden ist.

Die Zellen der dorso-medialen Partie der Mittelplatte besitzen Spindelform und sehen jungen Bindegewebszellen ähnlich, dagegen liegen diejenigen der ventro-lateralen Partie, welche das als nephrogenes oben beschriebene Gewebe darstellen, einander dicht an und heben sich durch ihre intensivere Färbung von dem umliegenden Gewebe ab. Während bei dem jüngeren Embryo (vgl. Fig. 65) die Zellen dieser Partie in zwei einander parallelen Reihen gelegen waren, ist diese Anordnung hier durch die Vermehrung der Zellen verwischt worden, so dass sich drei bis vier Reihen undeutlich unterscheiden lassen. Die einander parallel gestellten Längsachsen dieser Zellen sind gegen den WOLFF'schen Gang gerichtet.

Nach hinten zu verengt sich nun allmählich die Leibeshöhle und

hört in der Mitte des 31. Segmentes ganz auf (vgl. Fig. 79). Die Mittelplatte setzt sich aber an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges weiter fort, und indem der letztere bald medial- und ventralwärts umbiegt, um in dem caudalen Theile des 31. Segmentes in die Kloake einzumünden, bekommt jene eine mehr dorso-ventrale Lage und wird allmählich mehr und mehr von dem Cölomepithel getrennt. Wie ein Querschnitt durch die Mitte des 31. Segmentes (Fig. 79) lehrt, zeigt die Mittelplatte (*Mp*) auch hier ihr früheres Verhalten zu dem Urwirbel, biegt sich dann aber medialwärts über die Wand des Wolff'schen Ganges und geht ventralwärts ohne scharfe Grenzen in das hier gelegene embryonale Bindegewebe über.

Wie aus einem Vergleich zwischen dem Querschnitte durch das 30. Segment (Fig. 78) mit demjenigen durch das 31. (Fig. 79) hervorgeht, weisen im letzteren Segmente die dem Urwirbel am nächsten gelegenen Zellen der Mittelplatte noch die ursprüngliche Anordnung in parallele Reihen auf und bilden die Fortsetzung der Zellen der Urwirbellamellen, was an dem vorliegenden Präparate sehr deutlich zu sehen ist, da die der Aortenwand anliegenden Mesodermzellen sich hier bei der Präparation von den Zellen der Mittelplatte ein wenig abgehoben haben. Weiter lehrt uns die Vergleichung der beiden Querschnittbilder, dass die ventrale Partie der Mittelplatte — das nephrogene Gewebe — eine größere Mächtigkeit im 31. Segmente als im 30. besitzt.

Durch die caudale Hälfte des 31. Segmentes lässt sich die Mittelplatte nach hinten zu bis kurz vor dem Ende des Segmentes verfolgen. Ungefähr dort, wo der Wolff'sche Gang in die Kloake einmündet, hört dieselbe auf.

Verfolgt man die Serie von der Mitte des 30. Segmentes (vgl. Fig. 78) nach vorn zu, so stößt man nach wenigen Schnitten auf ein Bild, welches in Fig. 77 wiedergegeben ist. Die Zellen des nephrogenen Gewebes weisen hier eine radiäre Anordnung auf und bilden eine kleine Zellkugel, die weder nach vorn und hinten noch dorsalwärts von dem übrigen nephrogenen Gewebe scharf abgegrenzt ist. Nur an diesem einen Schnitte ist die radiäre Stellung der Zellen sichtbar. Nach dem cranialen Ende des 30. Segmentes hin nimmt nun das nephrogene Gewebe an Mächtigkeit etwas ab und stellt an der Grenze zwischen dem 30. und 29. Segmente nur einen schmalen Zellstrang dar. Dieser wird aber gleich im Anfange des 29. Segmentes wieder breiter, und der dritte Schnitt durch dieses Segment zeigt uns das Bild einer Zellkugel, welche etwas größer und schärfer

kontourirt ist als diejenige im 30. Segmente (Fig. 77). Noch drei ähnliche Bildungen kommen im 29. Segmente vor; die am meisten cranial gelegene derselben ist in Fig. 67 wiedergegeben und stellt eine deutliche Urnierenkanälchenanlage dar.

Auf der rechten Seite des Embryo stoßen wir, auch hier der Serie von hinten nach vorn zu folgend, schon an einer Stelle, die caudalwärts von der Mitte des 30. Segmentes gelegen ist, auf eine deutlich radiäre Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebes. Das Bild ist dem von der anderen Seite in Fig. 77 dargestellten ähnlich. Eine ähnliche Zellkugel folgt dann in der cranialen Hälfte dieses Segmentes, und wie auf der anderen Seite kommen hier im 29. Segmente drei größere und schärfer begrenzte Kanälchenanlagen vor.

Stadium: Etwas vor VII.

Untersuchen wir einen Querschnitt durch die Mitte des 30. Segmentes (vgl. Fig. 80), so finden wir hier das nephrogene Gewebe sowohl ventral- wie dorsalwärts über den WOLFF'schen Gang gebogen, so dass es beinahe seine ganze mediale Wandhälfte jetzt umfasst. Ventralwärs ist das nephrogene Gewebe von dem Cölomepithel durch eine Zone embryonalen Bindegewebes getrennt, während dorsalwärts seine frühere Verbindung mit dem Urwirbel an der Anordnung der hier gelegenen Zellen nur noch undeutlich bemerkbar ist.

Die Zellen der dem WOLFF'schen Gange am nächsten gelegenen Reihen des nephrogenen Gewebes stehen, wie im vorigen Stadium, senkrecht zu der Wand des Ganges, während die dorsal-, medial- und ventralwärts gelegenen Zellen eine zu den ersteren und zu dem WOLFF'schen Gange koncentrische Anordnung aufweisen und lockerer mit einander verbunden sind.

Nach hinten nimmt das nephrogene Gewebe im cranialen Theile des 31. Segmentes an Ausbreitung zu und erstreckt sich dann, sich wieder etwas verjüngend, bis zu der Einmündungsstelle des WOLFF-schen Ganges in die Kloake, welche etwas hinter der Mitte dieses Segmentes gelegen ist.

Gehen wir von dem erstgeschilderten Schnitte (Fig. 80) weiter nach vorn, so finden wir in der cranialen Hälfte des 30. Segmentes auf der linken Seite zweimal, auf der rechten einmal eine radiäre Stellung der Zellen des nephrogenen Gewebes. Im Vergleich mit den entsprechenden Bildungen aus demselben Segmente des nächst jüngeren Embryo sind die hier vorkommenden Zellkugeln lockerer

zusammengesetzt und besonders medialwärts weniger deutlich begrenzt. Im 29. Segmente kommen beiderseits drei größere und schärfer begrenzte Kanälchenanlagen vor.

Stadium: Noch näher bei VII.

Das Verhalten des nephrogenen Gewebes stimmt mit dem des nächst jüngeren Embryo in vielen Punkten überein und erreicht auch hier seine größte Mächtigkeit in der Mitte des 31. Segmentes; von hier ab erstreckt sich dasselbe an Mächtigkeit allmählich abnehmend bis zur Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Kloake an der Grenze zwischen dem 31. und 32. Segmente.

In Fig. 81 ist ein Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes gezeichnet. Das nephrogene Gewebe (*neph.G*) ist der Größenzunahme des Embryo entsprechend etwas mächtiger geworden, sein früherer Zusammenhang mit dem Urwirbel gleichzeitig undeutlicher als bei dem nächst jüngeren, die Anordnung seiner Zellen ist aber die gleiche wie bei jenem. Weiter cranialwärts im 30. Segmente hat das nephrogene Gewebe seine bei dem jüngeren Embryo (vgl. Fig. 80) an Querschnitten noch deutlich längliche Form verloren und tritt hier als ein rundlicher Zellstrang, welcher der Wand des Wolff'schen Ganges eng anliegt, hervor. Die Beziehung des nephrogenen Gewebes zu dem Wolff'schen Gange ist also hier in diesem Segmente keine so innige wie in den jüngeren Stadien.

In diesem Zellstrange lässt sich im 30. Segmente viermal auf der linken Seite und dreimal auf der rechten eine radiäre Anordnung seiner Zellen wahrnehmen. Von diesen kleinen Zellkugeln besitzen jedoch nur die am meisten cranialwärts gelegenen zwei nach allen Seiten hin scharfe Kontouren; auf der linken Seite findet man auch, dass die Zellen der am meisten cranial gelegenen Kugel ein kleines Lumen umschließen, was in den anderen ähnlichen Bildungen nicht der Fall ist. Die weiter nach hinten zu gelegenen Kügelchen — links drei, rechts zwei — hängen seitlich mit einander zusammen und es lassen sich zwischen denselben keine deutlichen Einschnürungen nachweisen. Auch gegen den übrigen Theil des nephrogenen Gewebes sind diese recht unregelmäßig gestalteten Bildungen nur undeutlich begrenzt, wie es auch mit den entsprechenden Gebilden des nächst jüngeren Embryo der Fall war.

Stadium VII.

Das Verhalten des nephrogenen Gewebes bei diesem Embryo stimmt mit der oben gegebenen Beschreibung des nur wenig jüngeren

Embryo so weit überein, dass ich auf die letztere verweisen kann. Es soll nur hier erwähnt werden, dass bei diesem Embryo im 30. Segmente jederseits an zwei Stellen eine radiäre Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebes nachweisbar ist.

Die Entwicklung der Urnierenkanälchen.

Ehe wir nun auf diejenigen Veränderungen eingehen, welche während der weiteren Entwicklung sich in dem Verhalten des nephrogenen Gewebes des 30. und 31. Segmentes geltend machen, soll hier ein kurzer Überblick über die Entwicklung der Urnierenkanälchen eingeschoben werden.

Wie schon bei der Beschreibung des jüngsten Embryo (Stadium IV) erwähnt wurde, macht sich die erste Anlage eines Urnierenkanälchens dadurch bemerkbar, dass die in parallelen Reihen angeordneten Zellen des nephrogenen Gewebes (vgl. Fig. 65) eine radiäre Stellung zu einander annehmen und eine solide Epithelkugel, welche an die mediale oder ventro-mediale Seite des Wolff'schen Ganges zwischen Urwirbel und Cölomepithel zu liegen kommt, bilden (vgl. Fig. 66). Anfangs hängen diese Kügelchen gegenseitig mit einander zusammen. Indem sie dann aber an Größe zunehmen, grenzen sie sich von einander ab, und es tritt in ihrem Centrum ein kleines Lumen auf. Wir sehen eine solche Anlage in Fig. 67 dargestellt. Diese besitzt eine dreieckige Form. Dorsalwärts laufen die laterale und die mediale Wand in einen spitzen Winkel zusammen. Abgesehen von dieser letzteren Stelle, wo die Kanälchenwand etwas verdickt ist und mehrschichtig erscheint, wird dieselbe von einem einschichtigen Cylinderepithel, welches ein kleines Lumen umschließt, gebildet. Der ventro-lateralen Wand der Kanälchenanlage liegen einige Zellen dicht an, die den ventralen Rest der Mittelplatte darstellen. Mit wechselnder Deutlichkeit tritt an den verschiedenen Anlagen dieser Rest auf. An einigen kaum nachweisbar, bildet er wieder an anderen einen dichten, soliden Zellstrang zwischen der ventralen Wand des Kanälchens und dem Cölomepithel. An einigen Stellen bemerkt man auch, wie das letztere der Mitte der ventralen Wand der Anlage entsprechend verdickt ist oder eine kleine trichterförmige Ausbuchtung bildet. Wie diese Verhältnisse, so kann auch die Form der Kanälchenanlage, nämlich ob letztere in diesem Stadium mehr vier- als dreieckig erscheint, ob die Wand nach oben und außen zu deutlich hervorspringt etc., in gewissem Grade dem individuellen Wechsel unterworfen sein.

Ein Querschnitt durch eine etwas ältere Anlage ist in Fig. 68 dargestellt. Mit der nächst jüngeren Anlage verglichen, zeichnet sich diese durch ihre große Breite aus. Die ventrale Wand ist hier bedeutend länger, der ventro-mediale Winkel mehr abgerundet, wodurch die an der jüngeren Anlage medialwärts gekehrte Wand hier eine mehr dorsale Richtung bekommt; diejenige Partie, wo die laterale und medio-dorsale Wand sich vereinigen, biegt sich über den WOLFF-schen Gang hin in lateraler Richtung. Die ganze Anlage weist an den Querschnitten eine mehr viereckige Form auf als die jüngere.

In einem älteren Stadium (vgl. Fig. 69) haben sowohl die Kanälchenanlage wie der WOLFF'sche Gang an Größe zugenommen, und dabei hat sich auch die Form der Anlage zu einer mehr bläschenförmigen verändert. Die laterale, dem WOLFF'schen Gange zugekehrte Wand hat an Länge zugenommen und von dem letzteren sich etwas entfernt; gleichzeitig ist auch der dorso-laterale Fortsatz der Anlage bedeutend gewachsen und biegt sich jetzt ventralwärts gegen die mediale Wand des WOLFF'schen Ganges. Dieser Fortsatz ist noch solid; an den Schnitten bemerkt man jedoch, dass er aus zwei Zellreihen besteht, einer Reihe, welche die Fortsetzung der lateralen Wand, und einer, welche die Fortsetzung der medio-dorsalen Wand der bläschenförmigen Kanälchenanlage bildet.

Die ventrale Wand der Anlage ist etwas dünner als die Seitenwände. Der ersteren dicht anliegend befinden sich hier wie bei der jüngeren in Fig. 67 wiedergegebenen Anlage einige Zellen ähnlichen Ursprungs wie jene. Sowohl in diesen Zellen, wie auch zwischen denselben befinden sich hier kleine Körnchen, welche sich mit dem Karmin intensiv färben und auch sonst ganz so verhalten, wie diejenigen Körnchen, welche in dem nephrogenen Gewebe der hinteren Segmente bei den Vögeln auftreten und oben (p. 58) beschrieben worden sind.

In Fig. 70 ist eine wenig ältere Anlage gezeichnet. Während die laterale und mediale Wand hier mit den jüngeren Anlagen verglichen an Dicke zugenommen haben, ist die ventrale dünner geworden. In der Nähe der letzteren bemerkt man auch hier einige Zellen, welche Körnchen enthalten. Der Fortsatz der Kanälchenanlage gegen den WOLFF'schen Gang ist länger geworden und besitzt hier ein Lumen. Er weist eine Krümmung auf, die zuerst ventralwärts gerichtet ist, dann aber in cranialer und gleichzeitig ein wenig in dorsaler Richtung umbiegt; mit seinem Endtheil legt er sich dann der Wand des WOLFF'schen Ganges eng an, welche dadurch eingedrückt wird.

Diese Verlaufsrichtung des dorso-lateralen Kanälchenfortsatzes ist keine für alle Anlagen konstante. In einigen Fällen verläuft derselbe, so wie in Fig. 69 dargestellt, in einem dorsalwärts konvexen Bogen gegen die mediale Wand des WOLFF'schen Ganges und drückt die letztere vor sich in das Lumen ein. Häufiger ist aber seine Verlaufsrichtung gleichzeitig hiermit entweder eine craniale, wie oben beschrieben, oder eine caudale.

Die körperliche Form der Kanälchenanlage lässt sich in diesem Stadium mit der einer schief gebogenen Birne vergleichen, deren oberer schmälerer Theil sich nach dem WOLFF'schen Gange hin biegt, und deren unterer bläschenförmiger Theil cranial- und caudalwärts etwas abgeplattet ist.

In der nächstfolgenden Zeit findet nun eine Verdickung der medialen Bläschenwand statt. Diejenige Stelle, wo diese Verdickung zuerst auftritt, ist an den verschiedenen Kanälchenanlagen eine etwas wechselnde; immer scheint dieselbe aber in ihrer Lage von der Verlaufsrichtung des dorso-lateralen Kanälchenstückes abhängig zu sein. Ist nämlich diese letztere eine gerade laterale, so macht sich die Verdickung zuerst an der Mitte der medialen Wand bemerkbar; ist aber jene auch eine craniale, dann tritt die Verdickung in der caudalwärts gekehrten Partie der medialen Wand auf et vice versa. An den Querschnittserien wird man in Folge dessen nur dann, wenn der dorsale Fortsatz in der Transversalebene verläuft, die Mitte dieser Verdickung quer durchschnitten bekommen, so wie es mit der in Fig. 71 gezeichneten Kanälchenanlage der Fall ist. Hier verschwindet die Verdickung ganz nach beiden Seiten zu, cranial- und caudalwärts. Der Mitte der verdickten Partie entsprechend bemerkt man, dass die mediale Wand nach innen zu (medialwärts) schwach konkav ist.

Während der folgenden Zeit nimmt nun die Verdickung an Mächtigkeit zu und breitet sich nach beiden Seiten halbmondförmig über die ganze mediale Wand auf die caudale und craniale aus, gleichzeitig hiermit wächst der obere cylindrische Theil der Anlage in die Länge.

Die oben geschilderten Vorgänge wird der Leser durch die Vergleichung des Querschnittbildes in Fig. 71 mit einer Reihe von Sagittalschnittbildern leicht verfolgen können.

In Fig. 72 sind drei sagittal durchschnittene Kanälchenanlagen dargestellt; ventralwärts sieht man ihre bläschenförmigen Theile getroffen, mehr dorsalwärts sind ihre cylindrischen nach dem WOLFF-schen Gange (*W.G*) ziehenden Theile quer durchschnitten. Das Lumen

des am meisten cranialwärts (links an der Fig.) gelegenen Bläschens (*c*) besitzt die Form eines **T**, dessen horizontale Partie ventralwärts gekehrt ist, was darauf beruht, dass die beiden Seitenwände hier verdickt erscheinen. Eine ähnliche Wandverdickung ist an der Nachbaranlage (*b*) nicht bemerkbar. Diese Bilder kommen dadurch zu Stande, dass die Verdickung der medialen Wand (vgl. Fig. 71) sich nach beiden Seiten in der Kanälchenanlage *c* so weit erstreckt, dass dieselbe noch eben von dem Schnitte getroffen ist, an der Nachbaranlage *b* aber sich noch nicht so weit ausgedehnt hat.

In Fig. 73 sind wieder zwei sagittal durchschnittene Anlagen wiedergegeben. Die cylindrischen Theile dieser Anlagen haben einen deutlich caudalen Verlauf gegen den Wolff'schen Gang, der an dem vorliegenden Schnitte nicht sichtbar ist. An der linken Anlage (*b*) ist eben die Abgangsstelle des cylindrischen Rohres von dem oberen Pole des Bläschens getroffen; die rechte Anlage (*a*) ist aber kurz lateralwärts von dieser Stelle vom Schnitte getroffen, und das Lumen des bläschenförmigen ventralen Theiles derselben steht daher hier mit jenem des cylindrischen dorsalen nicht in Verbindung. Der Verlaufsrichtung der cylindrischen Theile der Anlagen entsprechend befinden sich die Wandverdickungen beider cranialwärts, und man sieht darum an beiden Anlagen die linke Wand (die craniale) deutlich mehr verdickt als die rechte, und zwar ist dieses Verhalten an der linken Kanälchenanlage mehr hervortretend als an der rechten, was darauf beruht, dass die Verdickung links ihrer Mitte näher getroffen ist als rechts.

Der Mitte noch näher ist aber die Verdickung der in Fig. 74 gezeichneten etwas älteren Anlage getroffen. Dass aber auch hier die Mitte selbst nicht genau getroffen ist, sieht man daran, dass die Verdickung auch an der gegenüberliegenden Wand bemerkbar ist.

Gleichzeitig mit dem Wachsthum und der seitlichen Ausbreitung der Wandverdickung haben die Zellen derselben (vgl. Fig. 74) sich jetzt in zwei mit ihren Basalenden gegen einander gekehrte Schichten angeordnet.

Nun wächst der oberhalb der Verdickung gelegene Theil der Kanälchenanlage in die Länge, während der unterhalb derselben gelegene sich dagegen schalenförmig verbreitert. An Querschnitten bekommt die Anlage in dieser Weise die Form eines stark geschlängelten **S** (vgl. Fig. 75). Zwischen den beiden Zellschichten der Wandverdickung entsteht in der nächstfolgenden Zeit eine Spalte, welche sich nach beiden Seiten hin von der Mitte und von außen nach

innen ausdehnt. In diese Spalte wachsen bald Bindegewebe und Gefäße ein.

Es entsteht in dieser Weise ein junges Urnierenkanälchen, wie das in Fig. 76 dargestellte. Dieses besteht aus einem geschlängelten Rohre, welches in einen verbreiterten Endtheil ausläuft. Gehen wir von dem WOLFF'schen Gange (*W.G*) aus, so führt zuerst ein enges cylindrisches Rohr in dorso-medialer und gleichzeitig cranialer Richtung. Bald wird dieses Rohr dicker und biegt ventralwärts um. Von dieser Richtung geht es kurz nachher in eine dorso-laterale und craniale über (das Lumen des Kanälchens verschwindet darum jetzt an der Figur); etwas enger werdend biegt sich dann das Kanälchen ventralwärts und setzt sich in das schalenförmige Endstück fort, dessen konkave dorsale Wand aus einem cylindrischen Epithel — dem Knäuelepithel oder dem inneren Blatt der Glomeruluskapsel — besteht, dessen ventrale konvexe Wand dagegen von einem niedrigen Epithel — dem äußeren Blatt der Glomeruluskapsel — gebildet wird.

In der Aushöhlung des Endstückes stößt man auf einige Blutkörperchen, welche in einem dünnwandigen Gefäß liegen, dessen Verbindung mit der Aorta sich an den folgenden Schnitten feststellen lässt. Mit dem Endstücke des Kanälchens — der Glomeruluskapsel — bildet dieses Gefäß das MALPIGHI'sche Körperchen des Urnierenkanälchens. Die Verlöthung der Wand des Kanälchens mit der des WOLFF'schen Ganges und die Kommunikation zwischen den beiden Lumina kommen beim Kaninchen in ähnlicher Weise zu Stande, wie es früher für Reptilien und Vögel beschrieben wurde. Der Zeitpunkt in der Entwicklung der Kanälchen, zu welchem die Kommunikation mit dem WOLFF'schen Gange eintritt, ist ein recht wechselnder; so sehen wir dieselbe an der in Fig. 71 gezeichneten Anlage schon hergestellt; früher in der Entwicklung als hier habe ich dieselbe nie wahrgenommen, eine später auftretende aber mehrmals.

Sowohl bei den Reptilien, als auch bei den Vögeln sahen wir in den hinteren Segmenten mehrere Reihen von Urnierenkanälchen entstehen. Nach der verschiedenen Zeit für ihre Entstehung und nach ihrer hierdurch bedingten verschiedenen Lage haben wir diese Kanälchen als primäre, sekundäre, tertiäre etc. Generation unterschieden (vgl. p. 77). Wir haben weiter gesehen, wie sich da der WOLFF'sche Gang verhielt, um alle diese Kanälchen in sich aufzunehmen. Es fragt sich nun, ob auch beim Kaninchen ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Die Antwort ist, dass das nicht der Fall ist. Es tritt hier

nur eine Kanälchenreihe auf in der oben beschriebenen Weise. Dementsprechend ist auch der Wolff'sche Gang, mit demjenigen der Reptilien und Vögel verglichen, recht eng und weist einen rundlichen Querschnitt auf.

Die Entstehung der bleibenden Niere.

Wir werden jetzt untersuchen, wie sich inzwischen die Verhältnisse im 31. und 30. Segmente gestaltet haben, und gehen dabei von einem Embryo aus, der in seiner Entwicklung kurz vor Stadium IX stand.

Ein Querschnitt durch das 31. Segment dieses Embryo ist in Fig. 82 wiedergegeben. Was seine Lage betrifft, so entspricht dieser Schnitt recht genau demjenigen durch dasselbe Segment des jüngeren Embryo (vgl. Fig. 81).

Mit diesem verglichen erscheint der Wolff'sche Gang hier bedeutend erweitert, besonders ist seine dorso-mediale Wand dicker und stärker gekrümmt. Dieser Auswuchs der Wand (*Ng*) lässt sich, immer kleiner werdend, beiderseits durch drei Schnitte (Schnittdicke = 10 μ) verfolgen. Es handelt sich also um eine halbkugelförmige, deutlich begrenzte Ausbuchtung des Wolff'schen Ganges in dorsomedialer Richtung.

Diese verdickte, ausgebuchtete Partie der Wand des Wolff'schen Ganges stellt die erste Anlage des Nierenganges dar und entspricht nach ihrer Lage eben derjenigen Stelle, wo das nephrogene Gewebe seine größte Mächtigkeit besitzt, nämlich ungefähr der Mitte des 31. Segmentes. Im Vergleich zum jüngeren Embryo (s. Fig. 81) hat das nephrogene Gewebe an Mächtigkeit zugenommen und weist jetzt dort, wo der Nierengang gelegen ist, ganz das gleiche Verhalten seiner Zellen zu der Wand des letzteren, wie früher zu der des Wolff-schen Ganges selbst, auf.

Die Wand des Nierenganges scheint bei der ersten Betrachtung zwei- oder dreischichtig zu sein, indem die Kerne in zwei bis drei Lagen über einander sich befinden. Die genaue Untersuchung mehrerer jungen Nierengänge hat mich jedoch davon überzeugt, dass die Wand schon vom ersten Anfang an beim Kaninchen wie bei den Vögeln ein einschichtiges Epithel besitzt, und dass die scheinbare Mehrschichtigkeit an dem oben beschriebenen Präparate (Fig. 82) theils darauf beruht, dass die Schnittrichtung nicht genau quer durch die Epithelwand der Anlage des Nierenganges geht, theils darauf, dass die Kerne der in lebhafter Proliferation sich befindenden Zellen

der Wand, um Platz zu finden, eine zu einander alternirende Stellung einzunehmen suchen.

Eine Stütze für meine Auffassung sehe ich auch in der Lage der Kerntheilungsfiguren. Alle diese sind nämlich gegen das Lumen zu, den freien Polen der Zellen genähert gelegen, wie es immer in einem einschichtigen Epithel der Fall ist. Es ist dies ein Verhalten, auf dessen Bedeutung für die oft recht schwierige Beurtheilung, ob man ein mehrreihiges Epithel für ein- oder mehrschichtig aufzufassen hat, zuerst RABL (XL, 1900, p. 75, 122, 184) in seiner Beschreibung der Linsenentwicklung hingewiesen hat.

Der untere Theil des WOLFF'schen Ganges besitzt Spindelform und ist an derjenigen Stelle, wo sich die Anlage des Nierenganges befindet, am weitesten, verengt sich aber dann sowohl cranial- wie caudalwärts. Am Ende des 31. Segmentes mündet er in die Kloake ein.

Bis zu dieser letzteren Stelle lässt sich nun auch das nephrogene Gewebe als ein an Querschnitten runder, nach hinten zu sich stark verjüngender Zellstrang verfolgen, welcher hier, dorso-medialwärts von dem WOLFF'schen Gange und von diesem durch eine Zone gewöhnlichen Mesodermgewebes getrennt, gelegen ist.

In cranialer Richtung erstreckt sich das nephrogene Gewebe der medialen Wand des WOLFF'schen Ganges entlang als ein an Querschnitten runder Zellstrang durch den cranialen Theil des 31. Segmentes und das ganze 30. Segment, indem es gleichzeitig an Mächtigkeit abnimmt, bis zu der Grenze zwischen dem 30. und dem 29. Segmente, wo sich die erste deutliche Urnierenkanälchenanlage, ein kleines Bläschen, befindet.

Wie ein Querschnitt durch diesen Strang in der Mitte des 30. Segmentes (vgl. Fig. 88) zeigt, liegen seine Zellen in jenem Theile, welcher sich dem WOLFF'schen Gange am nächsten befindet, am dichtesten beisammen; die peripherischen Zellen weisen zum Theil eine koncentrische Schichtung zu dieser Partie auf. Die Grenzen des nephrogenen Gewebes gegen das umliegende embryonale Bindegewebe sind hier eben so wenig wie im 31. Segmente ganz scharf.

In der cranialen Hälfte des 30. Segmentes ist der Aneinanderschluss der Zellen des nephrogenen Gewebes kein gleichmäßiger; beiderseits befindet sich eine Partie, in welcher die Zellen dichter liegen als in den unmittelbar vorhergehenden und nachfolgenden Partien, wo der Zellstrang an den Querschnitten dünner erscheint. Eine radiäre Anordnung der Zellen des nephrogenen Gewebes in dieser dichteren Partie lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen.

Ventralwärts von dem nephrogenen Gewebe befindet sich im 30. Segmente beiderseits eine kleine Höhle im Mesodermgewebe, welche sich durch vier bis fünf Schnitte erstreckt, und die von niedrigen Zellen, welche Endothelien ähnlich sehen, austapeziert wird.

Über die Natur und die Entstehung dieser Höhlen, deren Zahl und Größe bei den einzelnen Embryonen wechselnd sind, und welche später verschwinden, kann ich kein bestimmtes Urtheil fällen. Da ich aber bei Vogelembryonen an der entsprechenden Stelle ganz ähnliche Höhlenbildungen, welche durch einen dünneren Stiel mit der Leibeshöhle in Verbindung standen, mehrmals beobachtete, halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass dieselben auch hier ursprünglich mit dem Cölom in offener Kommunikation standen. Ohne Zweifel sind diese Bildungen mit jenen identisch, welche H. Rabl (XLIII, 1891) bei Hühnchenembryonen beschrieben hat, und die er als rudimentäre, distale Vornierenkanälchen auffasst (p. 501—503).

Stadium: Noch etwas näher bei IX.

Bei diesem Embryo, welchen ich sagittal geschnitten habe, ist der Nierengang nur unbedeutend mehr entwickelt als bei dem oben beschriebenen.

Fig. 89 stellt einen Schnitt durch den hinteren Theil des Embryo dar. Der Schnitt ist rechts von der Mittelebene gelegen. Man sieht hier die Anlage des Nierenganges (*Ng*) als eine dorsale Ausbuchtung des Wolff'schen Ganges (*W.G*), welche das nephrogene Gewebe (*neph.G*) dorsalwärts treibt. Auf der Figur ist die Lage der entsprechenden Querschnitte aus dem 31. und dem 30. Segmente durch den fast gleich alten Embryo (Fig. 82 und 88) angedeutet.

Cranialwärts von dem Nierengange setzt sich das nephrogene Gewebe an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges (welcher selbst in einer Ebene, unter derjenigen der Tafel gelegen, zu denken ist) durch das ganze 30. Segment weiter fort. Auch hier bildet das nephrogene Gewebe keinen gleichmäßig dichten Strang, weist vielmehr in der cranialen Hälfte des Segmentes zwei Stellen auf (*a* und *b* in Fig. 89), wo die Zellen dichter beisammen liegen und rundliche, in ventraler Richtung sich verschmälernde Zellhäufchen bilden, welche durch eine dünne Zwischenzone von einander getrennt sind. Noch deutlicher als an dem vorliegenden Schnitte tritt das craniale dieser Häufchen an dem nächstfolgenden Schnitte hervor; hier lässt sich nämlich auch eine radiäre Anordnung seiner Zellen nachweisen. Ventralwärts hängt diese kleine Zellkugel mit dem übrigen nephrogenen

Gewebe innig zusammen. Unmittelbar auf diese Bildung folgt im caudalen Theile des 29. Segmentes ein kleines rundliches Bläschen, welches eine deutliche Urnierenkanälchenanlage darstellt. In cranialer Richtung folgt dann eine Reihe älterer Kanälchenanlagen (*Urnka*).

Zwischen dem nephrogenen Gewebe und den Urnierenkanälchenanlagen einerseits und dem Cölomepithel (*Cep*) andererseits ist lockeres, embryonales Bindegewebe gelegen. Den zwei Verdickungen in dem nephrogenen Gewebe und den ersten Urnierenkanälchenanlagen entsprechend bemerkt man in jenem Gewebe mehr zellenreiche Stellen. Diese Zellstränge stellen diejenigen Theile der Mittelplatte dar, mit welchen die Urnierenkanälchenanlagen ventralwärts noch am längsten zusammenhängen, und die in der Beschreibung der Entwicklung der Urnierenkanälchen schon erwähnt wurden (vgl. p. 93).

Stadium IX.

Ein Querschnitt durch die Nierenanlage dieses Embryo ist in Fig. 83 gezeichnet. Die Lage des Schnittes entspricht ziemlich genau der, aus welcher die nebenstehende Fig. 82 von dem jüngeren Embryo stammt. Der Nierengang ist hier länger geworden und tritt als eine deutliche Ausstülpung des WOLFF'schen Ganges in der Richtung nach innen und dorsalwärts hervor. Gleichzeitig ist er auch schwach cranialwärts geneigt, was an dem dritten Schnitte nach vorn zu ganz deutlich zu erkennen ist, indem hier an der dorso-medialen Seite der geschlossenen Wand des WOLFF'schen Ganges der Nierengang, tangential getroffen, gelegen ist.

Die Wand des Nierenganges besteht wie im früheren Stadium aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel, in welchem sich viele Kerntheilungsfiguren finden.

Die Kuppe des Nierenganges wird von dem nephrogenen Gewebe ganz umgeben. Es hat dieses, mit dem jüngeren Stadium verglichen, an Mächtigkeit und Dichte zugenommen. Wie bei jenem liegen auch hier die peripherischen, koncentrisch angeordneten Zellen nicht so dicht beisammen, wie die dem Nierengange anliegenden, und das nephrogene Gewebe weist daher keine ganz scharfen Grenzen gegen das umliegende Mesodermgewebe auf.

Nach hinten erstreckt sich das nephrogene Gewebe durch die caudale Hälfte des 31. Segmentes als eine direkte Fortsetzung der um den Nierengang gelegenen Partie. Es liegt hier nach innen und dorsalwärts von dem WOLFF'schen Gange, vom letzteren etwas entfernt.

Im hinteren Theile dieses Segmentes an Mächtigkeit allmählich abnehmend verliert es sich zuletzt in das umliegende Gewebe.

Nach vorn zu verhält sich das nephrogene Gewebe hier im Wesentlichen wie beim jüngeren Embryo. Gegen das craniale Ende des 31. Segmentes nimmt die Ausbreitung der Zellmasse erheblich ab und findet in der Mitte des 30. Segmentes ihre geringste Ausdehnung; von da ab nimmt die Zahl der Zellen wieder zu, und man bemerkt bald hier beiderseits, dass die centralen Zellen eine radiäre Anordnung besitzen und ein kleines Lumen umschließen. Die Wände dieser kleinen Bläschen sind von den dieselben in mehreren koncentrischen Reihen umgebenden Zellen nicht überall deutlich abgegrenzt. Cranialwärts von diesen beiden Bildungen wird wieder das nephrogene Gewebe dünner, dann tritt auf der rechten Seite an der Grenze zwischen dem 30. und 29. Segmente ein etwas größeres Bläschen auf, links aber eine Epithelkugel, welche kleiner als die vorhergehende ist und deutlich kleiner als die gewöhnlichen Urnierenkanälchenanlagen.

Ein zweiter Embryo von Stadium IX.

Bei diesem, mit dem eben beschriebenen sonst gleich weit entwickelten Embryo besitzt der Nierengang eine etwas größere Länge als bei jenem. Das nephrogene Gewebe verhält sich auch im Wesentlichen wie oben beschrieben, nur einige Differenzen sollen im Folgenden erwähnt werden.

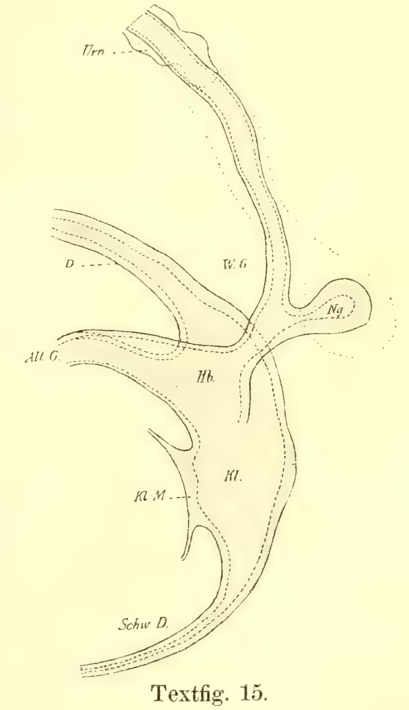
Während bei dem eben beschriebenen Embryo das nephrogene Gewebe sich cranialwärts als ein der medialen Wand des Wolff-schen Ganges direkt anliegender Zellstrang erstreckte, wie es auch bei dem nächst jüngeren Embryo der Fall war (vgl. Fig. 88), ist es hier mehr medialwärts gelegen und von der Wand des Wolff'schen Ganges durch eine Zone helleren und lockereren Gewebes getrennt. Im 30. Segmente wird das nephrogene Gewebe auch hier dünner, und ungefähr in der Mitte des Segmentes bemerkt man wieder beiderseits eine radiäre Anordnung derjenigen Zellen, welche die dorso-laterale Partie des Gewebes bilden. Auf der rechten Seite ist diese Anordnung recht verwischt, jedoch zweifellos vorhanden, auf der linken Seite ist sie deutlicher. Für beide Verdickungen gilt, dass sie keine abgeschlossenen Bläschen darstellen, indem ihre medialen Wände theilweise von nicht radiär gestellten Zellen des nephrogenen Gewebes gebildet werden. Einige Schnitte weiter cranialwärts tritt auf der linken Seite eine ähnliche Bildung auf, eine etwas größere Zellkugel auf der rechten.

In dem nephrogenen Gewebe zwischen und ventralwärts von diesen Bildungen bemerkt man theils in den Zellen selbst, theils zwischen ihnen kleine, vom Karmin intensiv gefärbte, homogene Körnchen. Dies ist auch der Fall in dem ventralwärts von den Urnierenkanälchenanlagen gelegenen Gewebe. Diese Körnchen sind ganz derselben Natur wie die bei den Vögeln im nephrogenen Gewebe der hinteren Segmente beschriebenen (vgl. p. 58 und 60).

Stadium: Zwischen IX und X.

In Fig. 84 ist ein Querschnitt durch den Nierengang (*Ng*) dieses Embryo gezeichnet. Derselbe stellt einen von der dorso-medialen Wand des WOLFF'schen Ganges ausgehenden cylindrischen Blindsack dar, welcher in cranialer Richtung leicht gebogen ist.

Wie bei den jüngeren Embryonen weist das Epithel des Nierenganges auch hier einen großen Reichthum an Mitosen auf. Der größte Theil des Nierenganges wird von dem nephrogenen Gewebe umgeben. Im Vergleich mit den Verhältnissen des jüngeren Embryo sind hier die der Wand des Nierenganges am nächsten gelegenen Zellen mehr regelmäßig geordnet und dichter an einander gedrängt. In der Peripherie zeigen die Zellen ein ähnliches Verhalten wie beim jüngeren Embryo, indem sie hier allmählich weiter aus einander rücken und ohne scharfe Grenzen in das umliegende Bindegewebe übergehen.



Textfig. 15.

Stadium: Wie X.

Nach einer Profilkonstruktion ist die Nierenanlage dieses Embryo in Textfig. 15 wiedergegeben. Der Nierengang besitzt eine etwas größere Länge als bei dem jüngeren und unterscheidet sich auch, was seine Form betrifft, von jenem, indem sein Endstück deutlich kolbenförmig aufgetrieben ist. Es wird durch einen kurzen Stiel mit der dorso-medialen Wand des WOLFF'schen Ganges verbunden.

Während der Stiel medial-, dorsal- und ein wenig cranialwärts verläuft, ist das erweiterte Endstück mehr gerade dorsalwärts gerichtet, so dass der Nierengang an Querschnitten einen nach innen leicht konvexen Bogen bildet.

Das Cylinderepithel des Nierenganges hat in dem erweiterten Endstücke eine etwas größere Höhe als in dem Stiele. Der Wand des Endstückes dicht anliegend befindet sich dann wieder das nephrogene Gewebe. Die der Wand des Endstückes am nächsten liegenden Zellen desselben sind ganz so wie bei dem jüngeren Stadium (vgl. Fig. 84) gestellt, nämlich mit ihren Längsachsen, wie diejenigen der Wandzellen des Nierenganges gerichtet. Hierauf folgen nach außen zu einige Zellreihen, die nicht so dicht beisammen liegen und keine bestimmte Stellung ihrer Achsen unterscheiden lassen. Die am meisten peripherisch gelegenen dieser Zellen sind spindelförmig, wie diejenigen des umliegenden Mesodermgewebes, und weisen eine um den erweiterten Theil des Nierenganges und die demselben am nächsten gelegenen Zellen des nephrogenen Gewebes koncentrische Schichtung auf. Diese Zonen gehen ohne scharfe Grenzen meistens allmählich in einander über. Man bemerkt jedoch an denjenigen Schnitten, welche die Mitte des erweiterten Endstückes des Nierenganges getroffen haben, dass zwischen den seiner Wand am nächsten liegenden, dicht zusammengedrängten Zellreihen und den nach außen sich befindenden Zellen eine gewisse Grenze dorsalwärts angedeutet ist, dass diese sich aber ventralwärts beiderseits bald verliert.

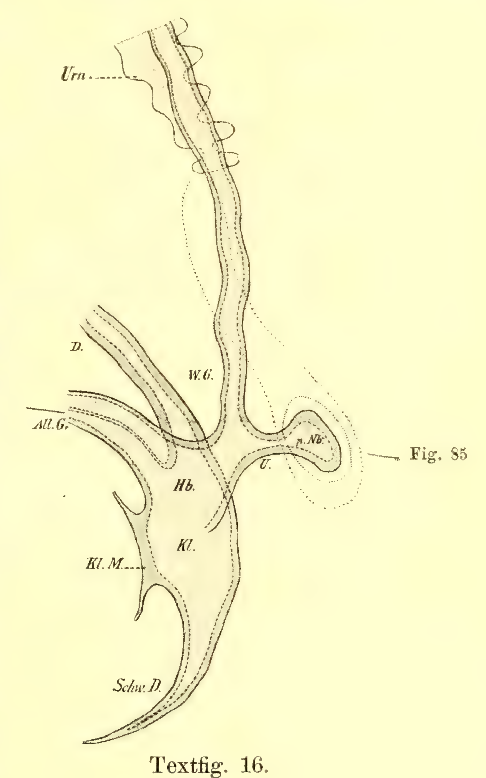
Cranialwärts erstreckt sich das nephrogene Gewebe zuerst an der dorsalen Seite des Wolff'schen Ganges, dann später an der dorso-medialen und endlich an der medialen Seite desselben, als ein gegen das umliegende Gewebe undeutlich abgegrenzter Zellstrang. Nahe der Grenze zwischen dem 30. und 29. Segmente bemerkt man beiderseits im dorsalen Theile des nephrogenen Gewebes eine kleine Zellkugel; dann folgt im Anfange des 29. Segmentes eine bedeutend größere Urnierenkanälchenanlage, welche schon ein recht großes Lumen besitzt.

Auch bei diesem Embryo ist der Zellenreichthum des nephrogenen Gewebes durch das ganze 30. Segment nicht gleichmäßig. Partien, wo die Zellen dichter liegen, wechseln mit solchen, wo die Zahl der Zellen eine geringe ist, und wo sich das nephrogene Gewebe kaum von der Umgebung abhebt. Beiderseits ist an einer Stelle, wo die Zahl der Zellen recht groß ist, eine gewisse Andeutung einer radiären Stellung der Zellen in der Mitte vorhanden. Auf der rechten Seite

lässt sich in der Mitte des betreffenden Zellhäufchens ein kleines Lumen nachweisen. In diesen Zellen und zwischen ihnen sind recht zahlreiche der früher beschriebenen Körnchen gelegen. Diese letzteren kommen überhaupt bei diesem Embryo im nephrogenen Gewebe des 30. Segmentes in einer größeren Zahl vor als bei dem jüngeren.

Stadium X.

Eine Profilkonstruktion von der Nierenanlage dieses Embryo liefert nebenstehende Textfig. 16. Hier hat der Nierengang im Vergleich mit dem zuletzt beschriebenen an Länge zugenommen, und der Gegensatz zwischen dem erweiterten Endstücke und dem Stiele ist deutlicher geworden. Ein Vergleich der Profilkonstruktion mit dem Querschnittbild (Fig. 85 u. 86), lehrt uns, dass das Endstück mehr in der Richtung von vorn nach hinten gewachsen ist, als von der einen Seite zur anderen. Den Stiel des Nierenganges werden wir im Folgenden als Ureter, die erweiterte distale Partie als primäres Nierenbecken bezeichnen.



Textfig. 16.

Vergleicht man nun die Richtung der Längsachsen der Nierengänge der bis jetzt beschriebenen Embryonen (vgl. Fig. 82—85), so wird man bemerken, dass die Längsachse des Nierenganges des jüngsten genau in der Mitte zwischen der Horizontal- und Sagittalebene gelegen war, dass ferner bei den älteren Embryonen sich diese immer mehr der Sagittalebene genähert und endlich bei dem vorliegenden Embryo die Sagittalebene erreicht hat.

Die Wand des primären Nierenbeckens wird von dem nephro-

genen Gewebe vollständig umgeben. Letzteres hat bei diesem Embryo in so fern eine Differenzirung erfahren, als die der Wand des primären Beckens am nächsten liegenden Zellen (*Inz*) zu einem epithelartigen Mantel über dieselbe sich zusammengedrängt und von den peripherischen Zellreihen (*Ausz*) getrennt haben, so dass die Grenze zwischen diesen zwei Zonen eine so scharfe ist, dass man von den meisten Zellen zu entscheiden im Stande ist, ob sie der centralen oder der peripherischen Zone zuzurechnen sind. Ventralwärts gegen die Übergangsstelle des primären Nierenbeckens in den Ureter wird diese Grenze weniger scharf. Es gilt für die Zellen der inneren Zone hier wie bei den jüngeren Embryonen, dass ihre Längsachsen mit denjenigen der Wand des primären Nierenbeckens zusammenfallen. Die nach außen von dieser dichten Zone gelegenen Zellen des nephrogenen Gewebes weisen hier dasselbe Verhalten auf sowohl zu den ersteren wie auch zu den umliegenden Mesodermzellen, wie für die entsprechenden bei dem nächst jüngeren Embryo beschrieben wurde.

Es hat sich also jetzt aus dem von uns als nephrogenen bezeichneten Gewebe eine besondere Partie, welche die Wand des primären Nierenbeckens umgiebt, herausdifferenzirt, welche sich durch die epithelartige Anordnung ihrer Zellen und ihr eigenartiges Aussehen von dem übrigen Theile dieses Gewebes hervorhebt. Diese Partie — die Innenzone — stellt mit der Zone des nephrogenen Gewebes, welche sie umgiebt — die Außenzone —, und welche verdichtetem embryonalem Bindegewebe ähnlich sieht, das metanephrogene Gewebe dar.

Das primäre Nierenbecken mit der Innenzone dieses Gewebes erstreckt sich in cranialer Richtung ungefähr bis zu der Grenze zwischen dem 31. und 30. Segmente[1]. Dort, wo die Innenzone aufhört, erscheint das nephrogene Gewebe an den Querschnitten viel weniger zellenreich, weniger intensiv gefärbt und von dem umliegenden Gewebe weniger deutlich abgehoben, setzt sich aber, wie aus der Profilkonstruktion hervorgeht, in cranialer Richtung als eine (auf dem Querschnitte rundliche) Zellmasse weiter fort, welche zuerst dorsal, später medial von dem Wolff'schen Gange gelegen ist. Die Grenzen dieser Zellmasse gegen das umliegende Gewebe sind zum

[1] Da ich weder von dem vorliegenden Embryo noch von den älteren unten beschriebenen den Kopftheil zur Untersuchung hatte, beruhen die Angaben der Segmentzahlen hier nicht wie bei den jüngeren Embryonen auf Zählungen, sondern auf der Voraussetzung, dass dasjenige Segment, in welchem die Ausmündung des Wolff'schen Ganges in die Kloake erfolgt, hier wie bei jenen das 31. Segment darstellt. Die Zahlenangaben sind also nur als relative zu betrachten.

Theil recht verwischt, und die Zellmasse selbst kann nur als eine Verdichtung des Mesodermgewebes charakterisirt werden, welche sogar an einigen Stellen recht gering erscheint. In dieser Weise erstreckt sich das nephrogene Gewebe durch das ganze 30. Segment in das 29. hinein. In der cranialen Hälfte des ersteren Segmentes bemerkt man, dass an einigen Stellen die Dichte des nephrogenen Gewebes eine etwas größere ist als an anderen, und hier kommen eben die bei den früheren Stadien schon erwähnten Körnchen in großer Zahl vor.

An der Grenze zwischen dem 30. und 29. Segmente ist auf der linken Seite ein kleines, rundes Epithelbläschen (vgl. Fig. 87) mit einem deutlichen Lumen gelegen. Seine Wand ist lateral- und ventralwärts von dem umliegenden nephrogenen Gewebe nicht deutlich abgegrenzt. Sowohl in den Zellen dieses Wandtheiles wie in den umliegenden Zellen des nephrogenen Gewebes treffen wir auf die oben erwähnten Körnchen. Auf der rechten Seite des Embryo umschließen an der entsprechenden Stelle auch einige Zellen des nephrogenen Gewebes ein Lumen. Diese sind aber mit Körnchen so erfüllt und von den umliegenden Zellen so wenig abgegrenzt, dass es jetzt schwer zu sagen ist, ob man es hier mit einer ähnlichen Bildung zu thun hat, wie links.

Auf der linken Seite folgt dann eine Urnierenkanälchenanlage, welche ein großes Bläschen ohne jede Krümmung darstellt. Gegen diese schickt der Wolff'sche Gang eine kurze Ausbuchtung. Die Zellen der ventralen Wand des Bläschens enthalten wie das angrenzende nephrogene Gewebe viele Körnchen.

Stadium XI.

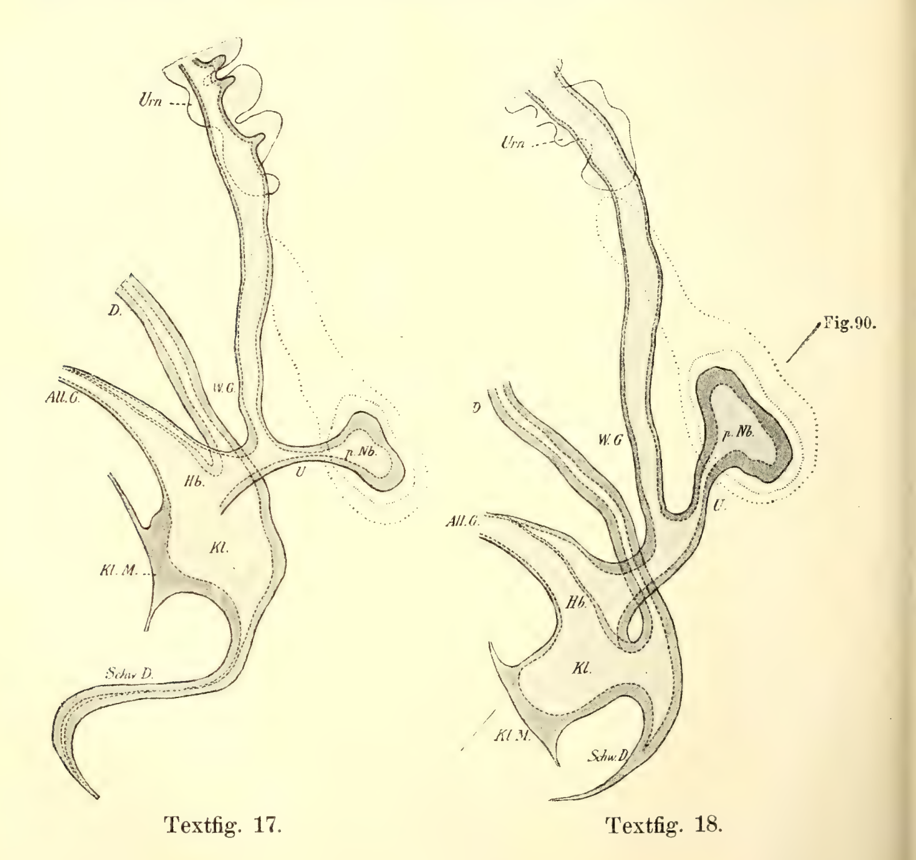
Wie aus der Profilkonstruktion von der Nierenanlage dieses Embryo (Textfig. 17) hervorgeht, sind jetzt sowohl der Ureter wie das primäre Nierenbecken in die Länge gewachsen. Der Ureter verläuft ungefähr gerade dorsalwärts. Sein Epithel stimmt, was die Höhe betrifft, Anfangs ganz mit demjenigen des Wolff'schen Ganges überein. Nach dem Becken zu wird das Epithel höher und die Zellen erreichen in der cranialen und ventralen Wand desselben ihre größte Höhe und liegen hier am dichtesten zusammengedrängt.

Das primäre Nierenbecken wird von dem metanephrogenen Gewebe umgeben. Sowohl die Innen- wie die Außenzone des letzteren verhalten sich bei diesem Embryo wie bei dem nächst jüngeren (s. oben).

In der Innenzone, deren Zellen so dicht beisammen liegen, dass

viele ihrer Kerne Stäbchenform besitzen, kommen zahlreiche Mitosen vor; was die Lage der letzteren betrifft, so muss hervorgehoben werden, dass diese nie der Wand des primären Nierenbeckens anliegen wie die ruhenden Kerne der inneren Zellreihe, dass die Kerne vielmehr, wenn sie vor der Theilung stehen, von der Wand wegrücken und sich der Mitte der Zellmasse nähern. Dieses Verhalten scheint dafür zu sprechen, dass die Zellen der inneren Reihe eine bestimmte polare Differenzirung besitzen und zwar in der Weise, dass sie mit ihren basalen Polen der Wand des primären Beckens anliegen.

Das primäre Nierenbecken mit der Innenzone des metanephrogenen Gewebes erstreckt sich auch hier ungefähr bis zu der crani-



Textfig. 17. Textfig. 18.

alen Grenze des 31. Segmentes. Von dieser Stelle an setzt sich das nephrogene Gewebe in der Fortsetzung der Außenzone des metanephrogenen Gewebes (vgl. die Textfig.) durch das 30. Segment in cranialer Richtung weiter fort. Es gilt für dasselbe auch hier in

allen wesentlichen Punkten das, was für den jüngeren Embryo angeführt wurde. Nur ist es an vielen Stellen hier noch dünner und von dem umliegenden Gewebe schwerer zu unterscheiden. Im cranialen Theile des 30. Segmentes und caudalen Theile des 29. lässt es sich auf der linken Seite überhaupt nicht nachweisen, während es auf der rechten Seite, wenngleich sehr undeutlich, jedoch sichtbar ist. Eine radiäre Anordnung seiner Zellen ist nicht zu sehen.

Im mittleren Theile des 29. Segmentes stoßen wir beiderseits auf ein Urnierenkanälchen, welches mit dem Wolff'schen Gange schon in Verbindung steht.

Durch das ganze 30. Segment kommen auch hier in den Zellen des nephrogenen Gewebes und zwischen ihnen Körnchen von der früher erwähnten Natur vor.

Stadium XII.

Von der Nierenanlage dieses Embryo liefert Textfig. 18 eine Profilkonstruktion, Fig. 90 ein Querschnittbild.

Mit dem nächst jüngeren Embryo verglichen hat hier das primäre Nierenbecken an Größe zugenommen, der Ureter ist länger geworden und erscheint mehr cranialwärts gebogen. Die dorsale Wand des primären Nierenbeckens ist in ihrem mittleren Theile (vgl. Fig. 90) leicht abgeplattet. Diese besitzt wie die Seitenwände ein hohes Cylinderepithel, welches ventralwärts nach der Übergangsstelle in den Ureter zu an Höhe allmählich etwas abnimmt.

Das metanephrogene Gewebe umgiebt das primäre Nierenbecken eben so weit wie bei dem jüngeren Stadium und trägt ganz den gleichen Charakter. In der Innenzone kommen recht zahlreiche Mitosen vor, und zwar gilt auch hier betreffs ihrer Lage das, was oben angeführt wurde.

Der craniale Endtheil des primären Nierenbeckens erstreckt sich mit der Innenzone des metanephrogenen Gewebes in den hinteren Theil des 30. Segmentes hinein. Von dieser Stelle an setzt sich das übrige nephrogene Gewebe, ganz wie bei den jüngeren Embryonen, in der Fortsetzung der Außenzone des metanephrogenen Gewebes in cranialer Richtung durch das 30. Segment in das 29. hinein fort.

In der caudalen Hälfte des 30. Segmentes noch recht deutlich wird dasselbe cranialwärts immer dünner und schwerer nachweisbar und hört endlich im 29. Segmente kurz caudalwärts von der Stelle, wo das erste Urnierenkanälchen gelegen ist, ganz auf. In diesem Zellstrange

kommen auch hier die Körnchen vor, und zwar treten sie kurz cranialwärts von der Stelle, wo die Innenzone aufgehört hat, auf.

Dasjenige Mesodermgewebe, welches in der cranialen Hälfte des 30. Segmentes und im caudalen Theile des 29. an der medialen Seite des Wolff'schen Ganges gelegen ist, und in welchem sich auch das nephrogene Gewebe befindet, wird von zahlreichen Ästen der Vena cardinalis poster. durchzogen.

Stadium XIII.

Das primäre Nierenbecken dieses Embryo weist eine etwas mehr längliche Form auf als jenes des nächst jüngeren und ist gleichzeitig weiter in die Höhe gestiegen, so dass sein oberes Ende jetzt beinahe die Mitte des 30. Segmentes erreicht hat. In Folge dessen besitzt der hier in die Länge gewachsene Ureter einen mehr in cranialer Richtung ziehenden Verlauf als in den jüngeren Stadien. Die Form des primären Nierenbeckens erscheint an den Querschnitten der bei dem jüngeren Embryo (vgl. Fig. 90) ähnlich. Während aber die dorsale Wand bei jenem ungefähr gerade dorsalwärts gerichtet war, und der Ureter von der ventralen Wand in ventraler Richtung abging, erscheint das primäre Nierenbecken hier um seine Längsachse in der Weise etwas gedreht, dass seine dorsale Wand gleichzeitig auch lateralwärts gerichtet ist, während die Abgangsstelle des Ureters dementsprechend der Mittelebene des Körpers mehr genähert gelegen ist. Der Ureter bildet daher einen caudalwärts und nach außen konkaven Bogen.

In ähnlicher Weise wie in dem jüngeren Stadium verhält sich das metanephrogene Gewebe zu dem primären Nierenbecken. Die Außenzone besitzt jedoch hier eine etwas größere Breite als bei jenem. Die Grenze zwischen Innen- und Außenzone war in den nächst jüngeren drei Stadien fast überall eine scharfe, nur ventralwärts, dort, wo das primäre Becken in den Ureter überging, war ein gewisser Zusammenhang der beiden Zonen vorhanden. An dem vorliegenden Embryo erscheint auch an dieser Stelle die Grenze recht deutlich; in denjenigen Zellen aber, welche ihrer Lage nach den Übergang zwischen der Innen- und Außenzone der jüngeren Embryonen bildeten, bemerkt man wieder die kleinen intensiv gefärbten Körnchen, von denen so oft früher die Rede war.

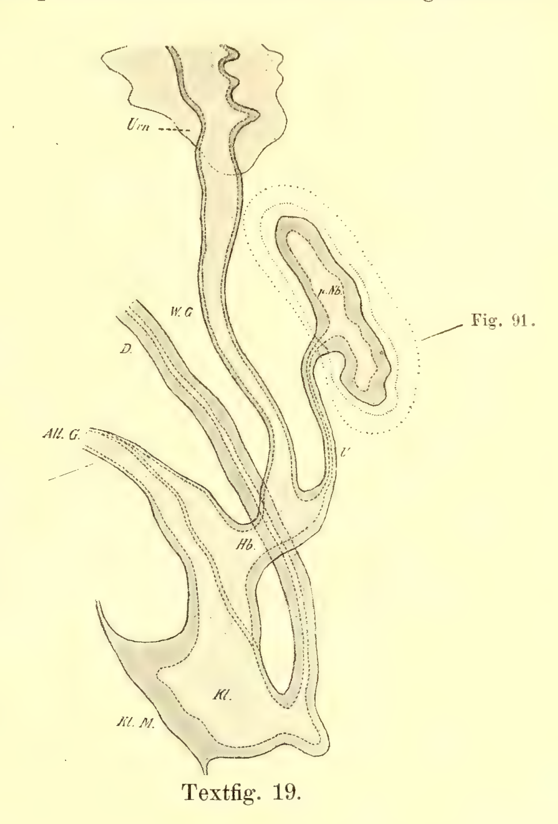
Das erste Urnierenkanälchen tritt hier nahe der Mitte des 29. Segmentes auf. Nachdem die Innenzone aufgehört hat, lässt sich das nephrogene Gewebe als eine Verdichtung in dem dorsalwärts und nach innen von dem Wolff'schen Gange gelegenen Mesodermgewebe durch

das 30. Segment verfolgen; in der caudalen Hälfte des 29. Segmentes ist es nicht nachweisbar.

Stadium XIV.

Noch länger und mehr in die Höhe gerückt (nämlich in das 29. Segment hinein) erscheint, wie die Profilkonstruktion in Textfig. 19 zeigt, die Nierenanlage dieses Embryo. Mit der Zunahme an Länge hat sich auch die Form des primären Nierenbeckens etwas geändert.

In Fig. 91 ist ein Querschnitt durch seine distale Hälfte wiedergegeben. Wie aus diesem hervorgeht, besitzt das Becken im Gegensatz zu der rundlichen Form bei den jüngeren Embryonen (vgl. Fig. 86 und 90) hier eine mehr ovale und lässt eine nach außen leicht konvexe dorsale Wand, eine ungefähr flache, etwas nach innen zu gerichtete ventrale Wand und dort, wo diese zwei Wände in einander umbiegen, zwei Kanten unterscheiden.



Textfig. 19.

Die Stellung des primären Nierenbeckens zu der Längsachse des Körpers ist die, dass sein oberer Endtheil von der Mittelebene am meisten entfernt, sein unterer derselben etwas näher, und derjenige Theil, welcher der Abgangsstelle des Ureters entspricht, derselben am nächsten gelegen ist. Dementsprechend bildet die nach innen und dorsalwärts gekehrte Kante des primären Nierenbeckens einen in dieser Richtung hin konvexen Bogen, die gegenüberliegende Kante dagegen einen nach außen und ventralwärts konkaven. Diese Biegung des mittleren Theiles des Nierenbeckens nach innen zu scheint mit dem Verlauf der Arter. iliac. commun. in Zusammenhang zu stehen.

Verfolgt man nun die Querschnittserie von der Stelle an, welche in Fig. 91 gezeichnet ist, weiter cranialwärts, so bemerkt man gleich nachher eine Verdickung der Wand des primären Nierenbeckens an der äußeren Kante und ein Stück weiter eine ähnliche an der inneren, welche hier in einen kurzen Fortsatz nach innen vorspringt. Dann verschmälert sich das Becken weiter cranialwärts gegen die Abgangsstelle des Ureters, während die ventrale Wand in Form einer Leiste vorspringt und sich in den Ureter fortsetzt. Oberhalb dieser Stelle weist wieder jede der beiden Seitenkanten einen kleinen stumpfen Fortsatz auf, während die dorsale Wand hier schwach vertieft erscheint. Dann folgt ein schlankeres Stück, dessen Querschnitt rund ist, und schließlich das nach unten zu verbreiterte, nach oben allmählich sich verschmälernde Endstück.

Das primäre Nierenbecken wird wie bei den jüngeren Embryonen von der Innenzone des metanephrogenen Gewebes umgeben. Was die Ausbreitung der letzteren betrifft, so bemerkt man, dass ihre Dicke an der ventralen Wand des Beckens eine größere ist als an der dorsalen. Besonders deutlich ausgesprochen ist dies Verhalten an jener Stelle oberhalb des Abganges des Ureters, wo die beiden Seitenkanten des Beckens kleine Fortsätze nach außen treiben, und die dorsale Wand zwischen diesen letzteren eingewölbt ist. Durch diese zwei Fortsätze scheint die Innenzone in der Mitte der eingewölbten Wandpartie wie aus einander gezogen zu sein; ob die Zellen, welche hier gelegen sind, der Innen- oder der Außenzone anzurechnen sind, vermag ich nicht bestimmt zu entscheiden.

Wie aus der Textfig. 19 hervorgeht, erstreckt sich die Nierenanlage cranialwärts beinahe bis zu der Stelle, wo die Urnierenkanälchen anfangen. Das primäre Nierenbecken liegt hier dorsal- und medialwärts von dem Wolff'schen Gange. Zwischen dem cranialen Endtheile des Nierenbeckens und dem Wolff'schen Gange ist auf der rechten Seite noch eine Verdichtung des Mesodermgewebes sichtbar, in deren Fortsetzung cranialwärts das hinterste Urnierenkanälchen sich befindet. Diese Verdichtung, welche auf der linken Seite nicht nachweisbar ist, und welche sich auf der rechten Seite nur auf die caudale Hälfte des 29. Segmentes beschränkt, stellt einen Rest des nephrogenen Gewebes dar. Auch in diesem lassen sich noch in und zwischen den Zellen einige Körnchen unterscheiden. Wie bei den jüngeren Embryonen hängt dieser Rest des nephrogenen Gewebes mit der Außenzone des metanephrogenen Gewebes zusammen.

Stadium XV.

Die Nierenanlage dieses Embryo zeigt in ihrem Bau eine mit derjenigen des folgenden Stadiums so weitgehende Übereinstimmung, dass ich von einer besonderen Beschreibung derselben hier absehen und auf das, was unten für Stadium XVI angeführt wird, hinweisen kann. Da ich den vorliegenden Embryo sagittal, Stadium XVI dagegen quer geschnitten habe, wähle ich den letzteren für eine genauere Besprechung.

Stadium XVI.

Während beim Stadium XIV die Abgangsstelle der Arter. iliaca von der Aorta ungefähr der mittleren Partie des primären Nierenbeckens entsprach, ist die Nierenanlage des vorliegenden Embryo im Ganzen oberhalb dieser Stelle gelegen und mit ihrem proximalen Theile hinter dem caudalen Ende der Urniere. Der Ureter besitzt dementsprechend eine größere Länge als bei den jüngeren Embryonen. Auch das primäre Nierenbecken hat sich, mit dem des jüngeren Embryo (Stadium XIV) verglichen, verlängert und gleichzeitig seine Form recht viel geändert, indem aus seiner mittleren Partie sich Seitensprossen entwickelt haben.

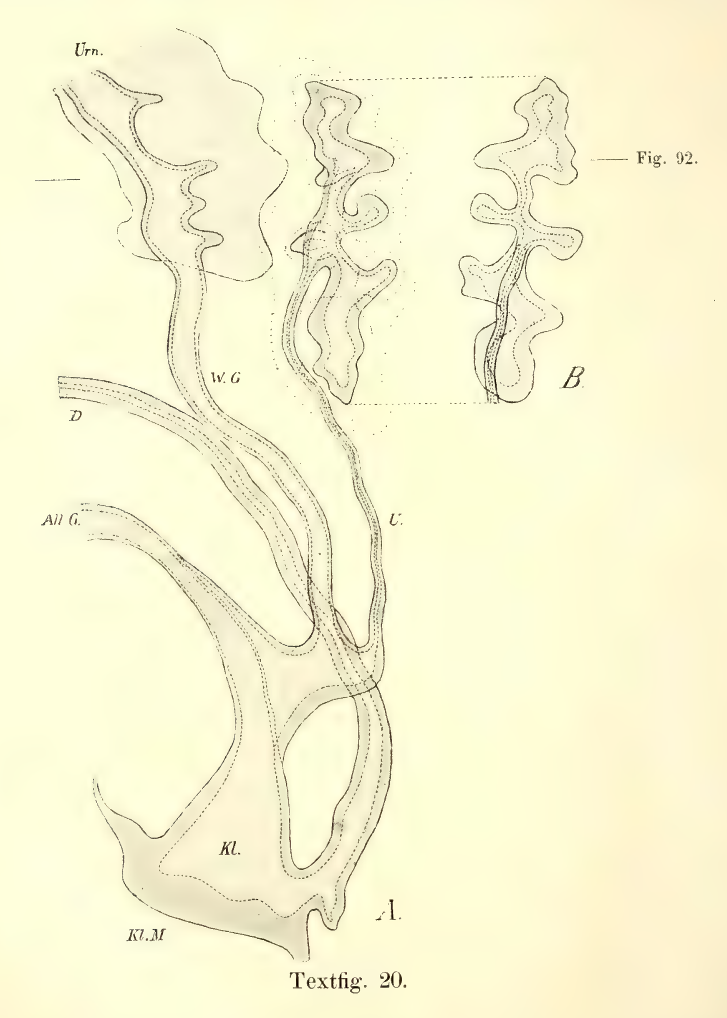
Wie bei den jüngeren Embryonen (Stadium XIV und XV) ist auch hier die dorsale Wand (vgl. Fig. 92) des Beckens gleichzeitig nach außen, die ventrale dagegen mit der Abgangsstelle des Ureters nach innen zu gekehrt; im Gegensatz zu dem Verhalten beim Stadium XIV ist aber hier sein oberer Endtheil von der Mittelebene nur wenig mehr entfernt gelegen als der untere.

Während Textfig. 20*A* die Nierenanlage in seitlicher Ansicht darstellt, ist in *B* das primäre Nierenbecken von innen und von der ventralen Seite gesehen gezeichnet.

An der Hand dieser zwei Profilkonstruktionen wollen wir zuerst die Form des primären Nierenbeckens etwas genauer untersuchen.

Das Nierenbecken besteht, wie aus den Figuren hervorgeht, aus einer schlankeren Mittelpartie, von welcher der Abgang des Ureters erfolgt, und zwei breiteren Endstücken. Von dem Becken gehen drei Paar Seitenäste aus; von diesen ist das mittlere Paar das längste und von dem übrigen Theile des Beckens am meisten emancipirte. Jeder dieser Äste besteht nämlich aus einem erweiterten Endstücke und einem kurzen Stiele, welcher ersteres mit dem Achsentheile des Beckens verbindet. Die Äste des unteren Paares sind kürzer als die

des mittleren und sitzen dem Stammtheile des Beckens mit breiter Basis auf. Das obere Paar ist, was die Entwicklung betrifft, zwischen diese beiden zu stellen. Diese drei Paar Äste sind so zu einander gestellt, dass diejenigen zwei, welche demselben Paare angehören, nicht ganz von derselben Stelle an dem Stammtheile des Beckens



Textfig. 20.

ausgehen, der laterale Ast jedes Paares aber ein wenig caudalwärts von dem entsprechenden medialen. Dadurch bekommt das Lumen des Beckens an einem Längsschnitte Zickzackform.

Vergleicht man nun das Nierenbecken dieses Stadiums mit demjenigen des Stadiums XIV, so wird man bemerken, dass die hier abgebildeten Seitenäste mit den bei jenem beschriebenen Verdickungen

und Fortsätzen der beiden Seitenkanten in ihrer Lage übereinstimmen[1]. Die Gestalt, welche das Nierenbecken in dem vorliegenden Stadium besitzt, ist aus derjenigen des jüngeren in der Weise hervorgegangen, dass die Fortsätze der Seitenkanten sich verlängert haben, und die dazwischenliegenden Theile des Beckens in die Länge gewachsen sind und sich dabei verschmälert haben.

Während der Bau der Innenzone des metanephrogenen Gewebes auch bei diesem Embryo wesentlich der gleiche ist wie bei den jüngeren, ist ihr Verhalten zu dem Nierenbecken durch das Hervorsprossen der Seitenäste etwas verändert. Jetzt umgiebt nämlich (vgl. Textfig. 20 *A*) diese Zone nicht länger das ganze primäre Nierenbecken, sondern nur gewisse Theile, während sie wieder andere frei lässt. Wie dies Verhalten zu Stande kommt, geht sehr klar aus einer Verfolgung der Querschnittserie von oben nach unten hervor.

Das obere Endstück des Nierenbeckens, welches an den Querschnitten rundlich erscheint, wird durch einen gleichmäßig dicken Mantel der Innenzone ringsum umgeben. Etwas weiter nach unten zu geht nun dieses Endstück in die Partie über, aus welcher das obere Seitenastpaar hervorspringt. Hier wird der Querschnitt des Nierenbeckens mehr oval, und gleichzeitig sieht man, dass die Innenzone an der dorsalen, nach außen gekehrten Wand desselben dünner wird, während sie an der ventralen Wand an Dicke zunimmt. Dort, wo nun der Querschnitt durch das obere Seitenastpaar gelegen ist (vgl. Fig. 92), hat sich die Innenzone in zwei Partien getheilt, nämlich in eine, welche den äußeren Seitenast umgiebt, und eine andere, welche sich dem inneren anschließt. Zwischen diesen zwei Partien befindet sich sowohl dorsal- wie ventralwärts ein Stück der Nierenbeckenwand, welches von der Innenzone nicht umgeben wird. Die ventralen Theile dieser beiden Partien der Innenzone sind bedeutend dicker als die entsprechenden dorsalen. Wie aus den folgenden Querschnitten hervorgeht, sind nun die beiden Seitenäste von der Innenzone ringsum umgeben, deren Zellen zu denjenigen ihrer Wände ganz dieselbe Anordnung aufweisen wie früher zu den Zellen des ungetheilten Nierenbeckens. Nach unten zu folgt jetzt ein schlankerer Theil des Nierenbeckens, welcher von der Innenzone nicht bedeckt wird. Erst dort, wo das mittlere Seitenastpaar auftritt, stoßen wir wieder auf die Innenzone, welche auch dieses Paar so wie das obere

---

[1] Ich habe es für überflüssig gehalten die Plattenmodelle, welche ich von den Nierenbecken dieser beiden Stadien ausgeführt habe, hier wiederzugeben.

umgiebt, während der dünnere Stammtheil des Nierenbeckens, aus welchem der Ureter hervorgeht, keine solche Bekleidung besitzt. Jene Theile dieses Gewebes, welche die mittleren Seitenäste umgeben, stehen also in keinem Zusammenhange mit dem übrigen Theile desselben. Eben so wie das obere rundliche Endstück des primären Nierenbeckens von der Innenzone allseitig umgeben wird, so ist es auch mit seinem mehr oval erscheinenden unteren Endstücke der Fall. Die Innenzone setzt sich von hier aus auf das untere Seitenastpaar fort, dabei ist aber die ventrale Verbindungszone zwischen demjenigen Theile dieses Gewebes, welcher sich dem medialen Seitenaste anschließt, und dem das untere Endstück umgebenden sehr dünn. Von der Mitte der dorsalen Wand des Nierenbeckens hat sich die Innenzone auch hier entfernt.

Wir sehen also nach dieser Beschreibung, wie die hervorsprossenden Seiten äste hier wie bei den Vögeln die um ihre End stücke gelegenen Partien der Innenzone des metanephrogenen Gewebes vor sich her stülpen, so dass der Zusammenhang dieser Theile unter einander zuerst gelockert wird, bis es schließlich zu einer Abschnürung derselben von dem übrigen Theile dieses Gewebes kommt. Wie wir später sehen werden, ist in der folgenden Zeit die weitere Verästelung des primären Nierenbeckens auf diejenigen Theile desselben beschränkt, welche hier von der Innenzone umgeben werden.

Stadium XVII.

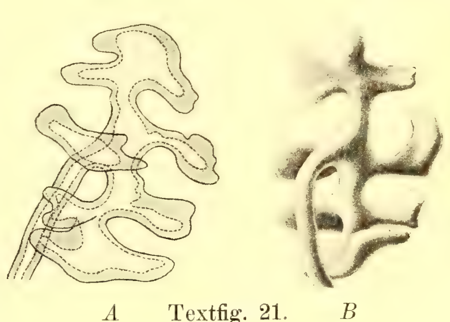
Die Nierenanlage ist hier ganz über das caudale Urnierenende emporgerückt, so dass man die Serie von 10 μ dicken Querschnitten von hinten nach vorn zu verfolgend zwei Schnitte früher auf Urnierenkanälchen stößt als auf den unteren Theil des primären Nierenbeckens, welcher jetzt eine recht bedeutende Strecke cranialwärts von der Abgangsstelle der Arter. iliaca commun. gelegen ist.

Während bei dem zuletzt beschriebenen Embryo die mittlere, der Abgangsstelle des Ureters entsprechende Partie des primären Nierenbeckens direkt nach innen von dem Urnierenabschnitte der Vena cardinalis poster. gelegen war, und nur sein oberer Theil sich zwischen jener Vene und der Aorta befand (vgl. Fig. 92), ist bei diesem Embryo die ganze Nierenanlage dorsalwärts von der Vene gelegen, so dass letztere zwischen dem primären Nierenbecken und der Urniere verläuft und Wurzeln sowohl von der Urniere wie von der Nierenanlage empfängt (vgl. Fig. 93). Eine Längsanastomose zwischen der 16., 17. und 18. thoraco-lumbalen Vene (vgl. HOCHSTETTER XXI, 1888

und XXII, 1893) hat sich bei dem vorliegenden Stadium an der medialen Seite der Nierenanlage noch nicht entwickelt.

Im Stadium X (vgl. Fig. 85) besaß der Ureter eine von dem Nierenbecken an ungefähr ventrale Verlaufsrichtung, und die hintere Wand des letzteren war dorsalwärts gerichtet. Wir sahen damals, dass diese Stellung des Nierenganges keine ursprüngliche, dass die Richtung des letzteren aber früher eine der Mittelebene zugekehrte war (vgl. Fig. 82). Vom Stadium X an bemerken wir, dass die dorsale Wand des primären Nierenbeckens immer mehr lateralwärts, die Abgangsstelle des Ureters dagegen mehr medialwärts gerichtet wird, und in dem vorliegenden Stadium ist nun die frühere dorsale Wand mehr lateral- als dorsalwärts gekehrt, während dementsprechend der Ureter einen Anfangs stark nach innen gerichteten Verlauf besitzt. Weiter caudalwärts verläuft der Ureter in einem Bogen an der dorsomedialen Seite der Urniere und mündet in die Harnblase ein, kurz nachdem der Wolff'sche Gang sich in die letztere entleert hat; das unterste Stück des Wolff'schen Ganges, in welches bei den jüngeren Embryonen der Ureter einmündete, ist jetzt in die Harnblase einbezogen worden.

Wie Textfig. 21 zeigt, ist die Verzweigung des primären Nierenbeckens in seinem unteren Theile bei diesem Embryo, mit demjenigen des jüngeren Stadiums verglichen (siehe Textfig. 20), weiter fortgeschritten, während man an seiner oberen Hälfte der gleichen Zahl von Seitenästen begegnet, wie bei jenem; nur sind die Äste länger geworden, deutlicher von dem Stammtheile des Nierenbeckens abgesetzt und in ihren distalen Enden mehr erweitert. Über die Form und Richtung der einzelnen Seitenäste werden die zwei nebenstehenden Textfiguren, von welchen *A* nach einer Profilkonstruktion, *B* nach einem Plattenmodelle ausgeführt ist, und welche das primäre Nierenbecken in Seitenansicht (*A*) und in der Ansicht von vorn und innen (*B*) darstellen, eine genügende Aufklärung liefern.



A Textfig. 21. *B*

Wir können hier an dem primären Nierenbecken drei Theile unterscheiden, einen mittleren, schlankeren Theil und zwei Endtheile. Aus dem ersteren geht der Ureter ventralwärts und nach innen ab,

seitwärts giebt er drei Paare von Ästen ab; aus diesem Theile bildet sich später das eigentliche Becken der Niere, aus seinen Seitenästen aber, die wir im Folgenden einfach als Nierengangäste bezeichnen wollen, gehen die mittleren Nierenkelche und das sich ihnen anschließende Sammelrohrsystem der Niere hervor. Im Gegensatz zu diesem mittleren Theile stellen die zwei Endtheile des primären Nierenbeckens, der craniale und caudale Theil, noch mehr undifferenzirte Partien dar. Aus diesen gehen in der folgenden Zeit die Polkelche der Niere und das sich diesen anschließende Sammelrohrsystem hervor.

An Fig. 93, die betreffs der Lage und Form der Nierenanlage zur Orientirung dienen soll, bemerkt man, dass das Becken der Niere (*Nb*) mit seinen Nierengangästen (*Nga*) wie bei den jüngeren Embryonen von einem dichten Gewebe — dem nephrogenen — umgeben wird. An letzterem unterscheiden wir eine dichtere Innenzone (*Inz*), welche die Enden der Nierengangäste bekleidet, das eigentliche Becken aber frei lässt, und eine sich dieser nach außen anschließende Zone, welche lockerer ist und darum weniger intensiv gefärbt — die Außenzone. Die ganze Nierenanlage liegt in einem mehr zellarmen embryonalen Bindegewebe, dessen Zellen um die Nierenanlage zum Theil eine koncentrische Schichtung aufweisen, eingebettet.

Wir wollen im Folgenden das Verhalten der Zellen der Innenzone etwas genauer betrachten.

In Fig. 94 ist ein Querschnitt durch einen der caudalen Nierengangäste wiedergegeben. An diesem lässt sich ein Stiel, welcher von dem Nierenbecken (*Nb*) ausgeht, und ein erweitertes ovales Endstück unterscheiden. Nur letzteres wird von den Zellen der Innenzone (*Inz*) umgeben. Diejenige Partie der Innenzone, welche die nach außen gegen die Peripherie der Nierenanlage gekehrte Wand des Endstückes umgiebt, besteht aus einer dünnen Lage cylindrischer oder kubischer Zellen mit rundlichen Kernen, welche dieselbe Achsenrichtung aufweisen wie die Wandzellen des Nierengangastes. Gegen die Übergangsstelle des Endstückes in den Stiel wird dieser Zellmantel dicker und erscheint deutlich aus zwei Zellschichten zusammengesetzt. Links an der Figur bemerkt man, wie diese beiden Zellschichten dort, wo sie dem stielförmigen Theile des Nierengangastes anliegen, in einander übergehen. Rechts ist diese Umbiegung der Zellschichten in einander noch deutlicher zu sehen. Die hier gelegenen Zellen der Innenzone sind höher als auf der anderen Seite, besitzen ein epitheliales Aussehen und eine cylindrische Gestalt. Diese Zellen

bilden eine birnförmige Verdickung, welche peripherwärts mit dem übrigen Theile der Innenzone zusammenhängt. Rechnet man diesen Zellen der verdickten Partie auch die zwischen den beiden Zellschichten gelegene, in Theilung begriffene Zelle zu, so nehmen dieselben, wie es aus der Figur hervorgeht, eine zu einander radiäre Anordnung ein und bilden eine in sich abgeschlossene, solide Zellkugel. Dieses mit der übrigen Innenzone noch zusammenhängende Zellkügelchen stellt die Anlage eines Harnkanälchens dar.

Ein Querschnitt durch den entsprechenden Nierengangast der anderen Nierenanlage bietet ungefähr dasselbe Bild wie in Fig. 94 dargestellt; sonst kommt bei diesem Embryo noch keine Kanälchenanlage vor, welche so weit entwickelt wäre, wie die oben beschriebene.

Stadium: 15 Tage alt.

Ein Sagittalschnitt durch die linke Nierenanlage dieses Embryo ist in Fig. 95 gezeichnet. Wie bei den jüngeren Stadien hebt sich die Nierenanlage wegen ihres Zellenreichthums und dadurch bedingter intensiverer Färbung von dem umgebenden Gewebe deutlich ab und bildet einen zwischen Wirbelsäule und Urniere gelegenen, ovalen Körper. Nach dem Reichthum an zelligen Elementen können wir gleich einen centralen und einen peripherischen Theil der Nierenanlage unterscheiden. Besonders dunkel gefärbt finden wir dasjenige Gewebe, welches die Endstücke der Nierengangäste umgiebt, und in welchem wir die Innenzone des metanephrogenen Gewebes wiedererkennen.

Der centrale Theil der Nierenanlage wird von dem Nierenbecken, von welchem in dem vorliegenden Präparate nur eine kleine Partie (*Nb*) zu sehen ist, und denjenigen Theilen der Nierengangäste, die sich dem ersteren anschließen, sammt endlich dem zwischen diesen Epithelröhrchen gelegenen interstitiellen Gewebe gebildet. Dieses letztere besteht der Hauptsache nach aus spindelförmigen Zellen mit runden oder ovalen Kernen und wird von zahlreichen Kapillaren durchzogen. Nach der Peripherie zu wird dieses Gewebe zwischen den Endstücken der Nierengangäste etwas dichter und seine spindelförmigen Zellen nehmen wie bei den jüngeren Embryonen eine koncentrische Schichtung an, nur sind hier diese Zellschichten viel dichter zusammengepresst, als bei jenen. Diese äußersten Zelllagen bilden die Nierenkapselanlage.

Bis dicht unter diese Kapselschicht reichen die Nierengangäste

mit ihren Endstücken. Das Verhalten der letzteren ist für die einzelnen Nierengangäste ein etwas verschiedenes.

Bei »*1*« an der Fig. 95 sehen wir ein Endstück vor uns, welches in seinem Verhalten mit dem in Fig. 94 vom Stadium XVII wiedergegebenen in hohem Grade übereinstimmt. Die Zellen der Innenzone (*Inz*) bilden um seine konvex gewölbte, der Urniere zugekehrte Wand einen zusammenhängenden, recht dünnen Mantel, dessen einzelne Zellen dieselbe Anordnung aufweisen, wie für das jüngere Stadium (Fig. 94) beschrieben. Nach dem Centrum der Nierenanlage zu wird diese Zellzone mächtiger und verdickt (vgl. Fig. 94 links).

Eine ähnliche Form besitzt auch das mit »*2*« bezeichnete Endstück; das Verhalten der Zellen der Innenzone ist hier auf der einen Seite (nämlich nach unten) dasselbe, wie in Fig. 94 rechts dargestellt und oben beschrieben wurde; auf der anderen Seite (cranialwärts) bilden die Zellen ein kleines Bläschen, indem sie ein feines Lumen umschließen. Das Bläschen erscheint an dem Schnitte nicht ganz rund, sondern etwa dreieckig. Überall ist die Wand dieses Bläschens, welches eine junge Harnkanälchenanlage darstellt, von den übrigen Zellen der Innenzone vollkommen getrennt. Diese letzteren liegen aber, wie aus der Zeichnung hervorgeht, jener unmittelbar an.

Ein drittes Endstück eines Nierengangastes (»*3*«) weist ein von den zwei oben beschriebenen abweichendes Aussehen auf. Seine nach der Peripherie gekehrte Wand ist nämlich nicht konvex, sondern im Gegentheil schwach konkav, gleichzeitig ist die Länge des Endstückes eine größere. Gegen das Centrum der Nierenanlage weist die Innenzone cranialwärts eine kolbenförmige Verdickung auf, welche hier nicht genau durch ihre Mitte getroffen ist, distalwärts aber liegt eine Harnkanälchenanlage, die größer ist als die beim Endstücke »*2*« sich befindende, aber dieselbe Form, wie jene, besitzt. Verfolgen wir nun die Zellen der Innenzone der Wand des Endstückes entlang, so bemerken wir, dass dieselben keinen zusammenhängenden Mantel über die der Peripherie zugekehrte Wand bilden, wie es bei den früher beschriebenen Endstücken der Fall war, dass vielmehr der Mitte der eingewölbten Wandpartie entsprechend eine Trennung dieser Zellen in zwei Partien, deren Zellachsen eine von einander divergirende Richtung aufweisen, hier eingetreten ist, so dass der mittlere Theil des Endstückes keine Bekleidung von Seiten der Zellen der Innenzone besitzt.

An einem vierten Endstücke (»*4*«) ist diese Trennung der Innenzone in zwei Partien mit dem Wachsthum der beiden Theile des

Endstückes in divergirender Richtung weiter fortgeschritten. Keiner der beiden Theile dieses Endstückes ist vom Schnitte durch seine Mitte getroffen, so dass das nähere Verhalten der Zellen der Innenzone sich an dem vorliegenden Präparate nicht genauer verfolgen lässt. Dagegen bemerkt man an den Nachbarschnitten cranialwärts ein Verhalten der Innenzone, wie in Fig. 94 links dargestellt, caudalwärts aber eine Harnkanälchenanlage von derselben Größe wie jene, welche dem Endstücke »*3*« anliegt.

Wir sehen nach dieser Beschreibung, wie die Innenzone des metanephrogenen Gewebes sich den Endstücken der Nierengangäste gegenüber, wenn diese sich theilen, in gleicher Weise verhält, wie zu dem primären Nierenbecken, wenn aus diesem die ersten Nierengangäste hervorgehen. Die früher um den Nierengang einen zusammenhängenden Zellmantel bildende Innenzone wird durch jede Sprossung des ersteren auch selbst in immer mehr einzelne Partien getheilt.

Die vorliegende Sagittalserie lehrt, dass die Endstücke »*1*«, »*2*«, »*3*«, »*4*«, »*5*« nicht je einem Nierengangaste angehören, dass aber Endstück »*1*« und »*3*« zu demselben dichotomisch getheilten Nierengangaste gehören, wie auch »*2*« und »*5*«.

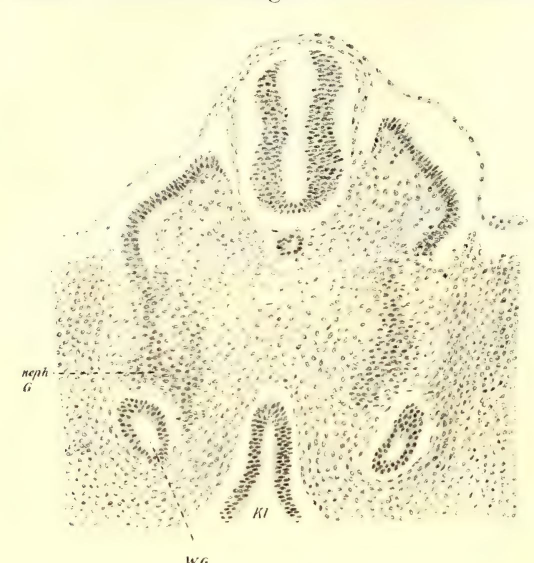
Da das Ziel dieser Arbeit nicht eine Monographie über die Entwicklung der Nachniere ist, sondern in dieser nur die Principien, nach welchen die Entwicklung bei den verschiedenen Amniotenklassen vor sich geht, festgestellt werden sollen, so will ich hiermit die Schilderung der Entwicklung der Nachniere beim Kaninchen abschließen und nur hinzufügen, dass die weitere Entwicklung der Harnkanälchen, wie mir Schnitte durch die Nierenanlagen eines 18 Tage alten Embryo gelehrt haben, vollständig nach demselben Hauptmodus vor sicht geht, wie es für Menschen und Schwein später genauer beschrieben werden soll.

Mensch.

Der jüngste menschliche Embryo, vom dem mir eine Serie zur Verfügung stand, besaß eine NS-Länge von 5 mm. Sämmtliche epitheliale Organe waren etwas geschrumpft, die bindegewebigen aber waren gut erhalten. Ein Nierengang ist hier noch nicht vorhanden.

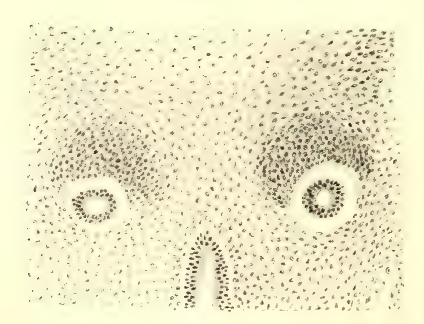
In Textfig. 22 ist der vierte Schnitt (Schnittdicke = 10 μ) cranialwärts von der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Kloake gezeichnet. Die linke Hälfte des Embryo (rechts an der Figur) ist, wie man sieht, ein wenig mehr caudalwärts getroffen als die

rechte. Nach unten in der Mitte bemerkt man die dorsale Wand der Kloake (*Kl*) und zu jeder Seite der letzteren den etwas schräg durchschnittenen WOLFF'schen Gang. Auf der linken Seite des Embryo sieht man, wie eine dichte Zellmasse, welche aus mehreren parallelen Reihen besteht, von dem Urwirbel ventralwärts sich erstreckt und an Mächtigkeit etwas zunehmend dorsal- und medialwärts von dem WOLFF'schen Gange sich ausbreitet. Auf der rechten Seite liefert der nachfolgende (caudalwärts gelegene) Schnitt das gleiche Bild. An dem vorliegenden Präparate ist dagegen die dorsal- und medialwärts von dem WOLFF'schen Gange gelegene Partie dieser Zellmasse (*neph. G*) von größerer Ausbreitung, als links. Die dorsale Fortsetzung der Zellmasse gegen den Urwirbel ist aber hier nicht in so regelmäßigen Reihen angeordnet wie auf der anderen Seite.



Textfig. 22. Vergr. 100.

Der fünfte Schnitt proximalwärts von dem eben beschriebenen ist in Textfig. 23 gezeichnet.


Textfig. 23. Vergr. 100.

Der hier an dem Querschnitte rund erscheinende WOLFF'sche Gang wird dorsal- und medialwärts von derselben dichten Zellmasse umgeben wie weiter distalwärts. Die Zellen der letzteren sind hier zahlreicher als dort, und der Zusammenhang der Zellmasse mit dem Urwirbel, welcher an den zwischenliegenden Schnitten sich immer undeutlicher gestaltete, ist hier nicht mehr vorhanden.

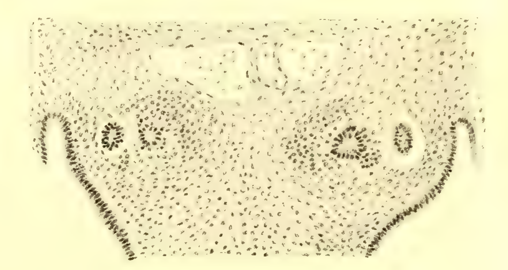
Es erinnert uns dies Bild sehr an das in Fig. 82 vom Kaninchen (Stadium: Kurz vor IX) wiedergegebene. Nur finden wir hier keinen Nierengang. Das dichte Gewebe, welches dem WOLFF'schen

Gange anliegt, weist aber einen Bau auf, der mit demjenigen des nephrogenen Gewebes bei dem erwähnten Kaninchenembryo übereinstimmt. Wir können in demselben auch hier sowohl nach seinem Verhalten zu dem Urwirbel weiter distalwärts wie zu dem WOLFF-schen Gange und proximalwärts zu den Urnierenkanälchen das nephrogene Gewebe wiedererkennen. Was die genauere Beschreibung desselben betrifft, so kann ich auf das bei dem erwähnten Stadium des Kaninchens Angeführte verweisen. Der Unterschied zwischen dem Verhalten des nephrogenen Gewebes hier und bei jenem besteht nur darin, dass seine Lage hier eine etwas mehr dorsale von dem WOLFF-schen Gange ist.

Weiter proximalwärts verengert sich der WOLFF'sche Gang und das nephrogene Gewebe verändert sein Verhalten zu seiner Wand. Seine Zellen sind jetzt mit ihren Längsachsen nach denen der Wandzellen des WOLFF'schen Ganges nicht mehr angeordnet, sind dagegen mehr koncentrisch über einander geschichtet. An dem Querschnitte durch die Mitte des cranialwärts von jenem Segmente, in welchem die Ausmündung des WOLFF'schen Ganges vor sich geht, gelegenen bemerkt man (vgl. Textfig. 24) dorsal von dem WOLFF'schen Gange das nephrogene Gewebe als eine rundliche dichte Zellmasse. Noch



Textfig. 24. Vergr. 100.



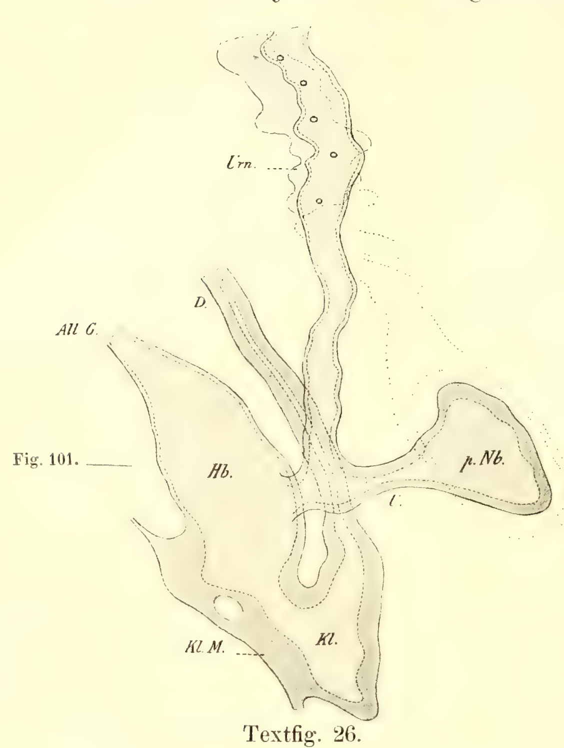
Textfig. 25. Vergr. 100.

weiter proximalwärts rückt das nephrogene Gewebe etwas ventralwärts und liegt jetzt an der medialen Seite des WOLFF'schen Ganges.

An der Grenze zwischen diesem Segmente und dem nächst folgenden (vgl. Textfig. 25) sind beiderseits in der lateralen Partie des nephrogenen Gewebes Urnierenkanälchenanlagen gelegen, welche die gleiche Form wie die entsprechenden jungen Stadien beim Kaninchen aufweisen und solide Zellkugeln, die nach allen Seiten hin nicht ganz scharf abgegrenzt sind, darstellen. Noch weiter proximalwärts folgen dann größere Anlagen, welche Bläschenform besitzen

und endlich solche, die **S**-förmig geschlängelt sind und mit den Wolff'schen Gängen in Verbindung stehen.

Der nächste Embryo, welcher hier erwähnt werden soll, stammt nach der Bestimmung Prof. Rabl's aus dem Anfange der fünften Woche und war in jeder Hinsicht ganz vorzüglich erhalten. Von der Nierenanlage desselben bringt Textfigur 26 eine Profilkonstruktion und Fig. 101 ein Querschnittbild. Wie an letzterem ersichtlich, zieht von der dorsalen Wand des unteren erweiterten Theiles des Wolff'schen Ganges der Ureter dorsal- und leicht medialwärts und geht in das weite primäre Nierenbecken (*p.Nb*) über. Auf der medialen Seite ist dieser Übergang ganz allmählich, auf der lateralen durch eine schwache Biegung der Wand des Nierenganges nach außen zu mehr hervortretend. Die dorsale Wand des primären Nierenbeckens ist mit ihrer Fläche ganz leicht auch nach außen gerichtet.



Textfig. 26.

Sowohl der Ureter wie das primäre Nierenbecken werden durch ein mehrreihiges Epithel, welches an Höhe dasjenige des Wolff'schen Ganges übertrifft, ausgekleidet. Ob wir dieses Epithel als ein- oder mehrschichtig zu bezeichnen haben, ist nicht so ganz leicht auf den ersten Blick zu entscheiden. Aus denselben Gründen, wie für das Kaninchen hervorgehoben — und namentlich wieder nach der Lage der Theilungsfiguren — bin ich geneigt das Epithel auch hier als einschichtig aufzufassen.

Die Wand des primären Nierenbeckens wird von dem metanephrogenen Gewebe umgeben. Das Verhalten des letzteren stimmt,

wie aus den Figuren hervorgehen wird, mit demjenigen in den Stadien X—XII von Kaninchen so sehr überein, dass ich, um allzu viele Wiederholungen zu vermeiden, auf die da gegebene Beschreibung hinweisen will.

Einige Zellen der Innenzone findet man in Theilung begriffen, so sieht man z. B. an dem in Fig. 101 wiedergegebenen Schnitte lateralwärts eine, welche der inneren, der Wand des primären Nierenbeckens am nächsten gestellten Reihe angehört. Wie man bemerkt, ist der Kern dieser Zelle gegen die Mitte der Innenzone etwas näher gerückt und liegt jetzt von der Wand des primären Beckens mehr entfernt, als die übrigen Kerne derselben Reihe, also das gleiche Verhalten, wie wir beim Kaninchen fanden.

Die Grenze der Außenzone (*Ausz*) gegen das umliegende Gewebe ist keine scharfe und besonders undeutlich ventralwärts. An der Profilkonstruktion ist hier, wie auch überall sonst, nur dasjenige Gewebe als nephrogenes bezeichnet, von dem ich glaube mit Sicherheit dies angeben zu können.

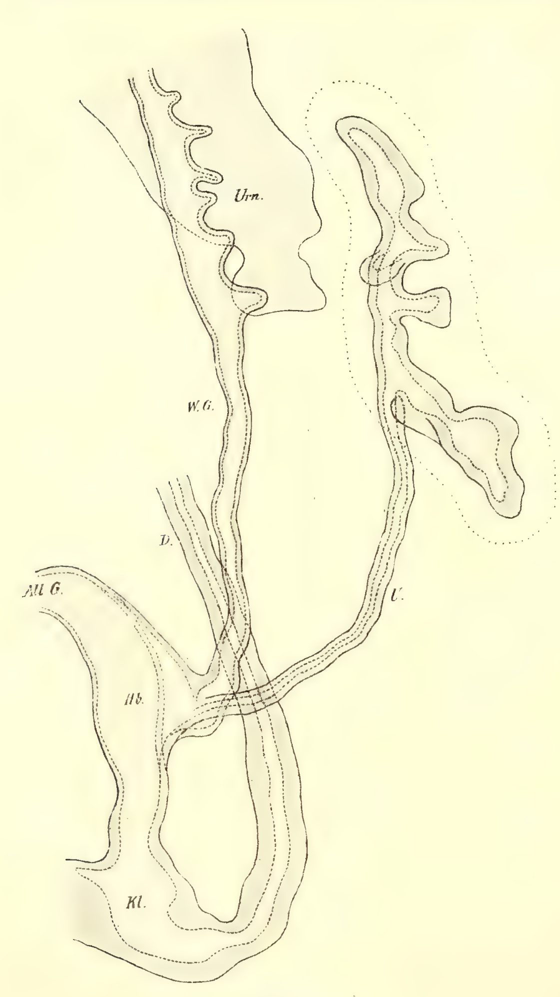
Wie ich auch beim Kaninchen mehrmals beobachtet habe, sind die beiden primären Nierenbecken hier nicht genau von der gleichen Größe, indem das linke nicht ganz unbedeutend das rechte sowohl an Länge wie Breite übertrifft.

Proximalwärts reicht das Vorderende des Nierenbeckens bis zu der Abgangsstelle der Arteria iliaca communis[1]. Hier hört dann auch die Innenzone des metanephrogenen Gewebes auf (vgl. Textfig. 27). Die Außenzone des metanephrogenen Gewebes lässt sich aber cranialwärts hier eben so wenig wie beim Kaninchen von dem übrigen Theile des nephrogenen Gewebes abgrenzen. Die Lage des vom letzteren gebildeten Zellstranges zu dem WOLFF'schen Gange ist zuerst eine dorsale und gleichzeitig etwas mediale, später aber eine mehr mediale. Proximalwärts verliert das nephrogene Gewebe den Charakter eines Zellstranges und tritt hier an den Querschnitten in Form fast von einander getrennter Zellinseln auf. An einigen Stellen bemerkt man in und zwischen seinen Zellen kleine Körnchen, die den beim Kaninchen beschriebenen ähnlich sind. Die Zahl dieser Körnchen ist hier aber eine recht geringe.

Die direkte proximale Fortsetzung des nephrogenen Gewebes bilden jederseits die Urnierenkanälchen, welche wie beim Kaninchen

[1] Da der Kopftheil des Embryo für andere Zwecke abgeschnitten war vermag ich nicht das Verhalten der Nierenanlage zu bestimmten Segmenten anzugeben.

in einer Reihe angeordnet sind. Schon das erste Paar, auf welches man stößt, der Serie cranialwärts folgend, steht mit dem WOLFF'schen Gange in Zusammenhang (die Einmündungsstellen der Urnierenkanälchen sind an der Textfigur 26 durch schwarze Ringe angedeutet). Das fünfte Kanälchen auf der linken Seite ist in Fig. 100 dargestellt. Wie man aus dieser ersieht, hat das betreffende Kanälchen denselben Bau und dieselbe Form wie das in Fig. 76 von einem Kaninchen entnommene, auf dessen nähere Beschreibung ich hinweisen kann (vgl. p. 97).



Textfig. 27.

Von einem etwas älteren Embryo — NSL = 11,5 mm — ist die Nierenanlage nach einer Profilkonstruktion in Textfig. 27 dargestellt. Mit der Nierenanlage des jüngeren Embryo (Textfig. 26) verglichen sind wesentlich folgende Unterschiede zu bemerken. Die Nierenanlage ist vergrößert und in die Höhe gerückt. Während bei dem jüngeren Embryo das craniale Ende des primären Nierenbeckens ungefähr der Abgangsstelle der Arteria iliaca communis entsprach, finden wir hier die Abgangsstelle des Ureters oberhalb dieser Arterie gelegen und den proximalen Theil des primären Nierenbeckens dorsalwärts von der unteren Partie der Urniere emporgerückt. Diesem Emporrücken entsprechend ist der Ureter in die Länge bedeutend gewachsen und viel dünner geworden;

eben so ist das Verhalten seines distalen Endstückes hier ein etwas anderes, indem letzteres nicht in den WOLFF'schen Gang einmündet, sondern in die Harnblase, eine kurze Strecke caudalwärts von der Einmündungsstelle des ersteren und gleichzeitig etwas nach außen von diesem. Auch hier ist also wie beim Kaninchen (vgl. Stadium XVII) das distale Endstück des WOLFF'schen Ganges in die Harnblase einbezogen worden.

Gleichzeitig mit dem Längenwachsthum des primären Nierenbeckens hat sich dasselbe (wie auch früher beim Kaninchen beschrieben) so gedreht, dass seine dorsale Wand stark nach außen zu gekehrt ist.

Von den beiden Seitenkanten des primären Nierenbeckens sprossen hier mehrere Seitenäste hervor. Diejenigen derselben, welche aus dem mittleren Theile des Beckens hervorgehen, sind die längsten und lassen ein erweitertes Endstück und einen engeren Stiel unterscheiden, während die am meisten proximal- und distalwärts sich befindenden nur kürzere Sprossen darstellen.

Das craniale und caudale Endstück des primären Nierenbeckens, welche beide an den Querschnitten rundlich oder oval erscheinen, werden von der Innenzone des metanephrogenen Gewebes (an der Textfigur nicht eingetragen) ringsum umgeben, das Gleiche ist nun auch mit den Endstücken der Seitenäste, der Nierengangäste, der Fall; dagegen entbehren die schlankeren zwischen letzteren gelegenen Stücke des primären Nierenbeckens, welche das definitive, spätere Nierenbecken bilden, dieser Bekleidung. Die Innenzone ist überall an der inneren Seite der Nierengangäste mächtiger als an der äußeren. Nirgends ist in derselben eine radiäre Anordnung ihrer Zellen zu sehen. Abgesehen hiervon bietet aber das Verhalten sowohl der Innen- wie der Außenzone die größte Ähnlichkeit mit demjenigen, welches wir beim Kaninchen, Stadium XVII vorfanden.

Die letzte menschliche Nierenanlage, welche hier besprochen werden soll, stammt von einem sehr viel älteren Embryo, nämlich von einem solchen aus dem siebenten Monate. Die Niere wurde noch körperwarm in die Fixirungsflüssigkeit eingelegt.

An den senkrecht zu der Oberfläche geführten Schnitten durch diese Niere bemerkt man mit schwacher Vergrößerung eine hell gefärbte Marksubstanz, die zahlreiche parallel oder nach dem Becken zu schwach konvergirend verlaufende, längsdurchschnittene Kanälchen aufweist; nach der Peripherie zu treten dann zwischen diesen geraden Kanälchen recht große MALPIGHI'sche Körperchen und in allen Rich-

tungen durchschnittene gewundene Kanälchen auf. Noch näher der Rinde zu werden die MALPIGHI'schen Körperchen kleiner, liegen aber dichter und sind intensiver gefärbt; gleichzeitig treten die hell gefärbten gewundenen Kanälchen zwischen diesen mehr und mehr zurück und machen einem zellenreichen und darum dunkler gefärbten Gewebe, welches die äußere Rinde der Niere einnimmt, Platz. Bei genauerer Betrachtung sieht man, wie die geraden Kanälchen, welche die Endtheile der Nierengangäste — die Sammelröhrchen — darstellen, in dieses dichtere Gewebe eindringen und sich oft dichotomisch theilen, während zwischen denselben Harnkanälchenanlagen gelegen sind.

Gehen wir nun von der äußeren Rinde der Niere in die Tiefe, so nimmt der Entwicklungsgrad der Harnkanälchen, je weiter wir uns dem Marke nähern, desto mehr zu, und in der inneren Zone der Rinde treffen wir auf Harnkanälchen, welche den Charakter der fertiggebildeten schon besitzen.

Wir sehen also, dass die Produktion neuer Harnkanälchen bei diesem Entwicklungsstadium nur auf die äußerste Schicht der Rinde beschränkt ist, während die unterliegenden Schichten die Wachsthumszone der Harnkanälchen darstellen.

Im Folgenden werden wir uns ausschließlich mit dieser äußersten Rindenschicht beschäftigen und an der Hand einer Reihe Abbildungen (Fig. 102—114) untersuchen, wie die Neubildung der Harnkanälchen hier erfolgt.

Die Entwicklung der Harnkanälchen.

An Fig. 103 bemerkt man das etwas erweiterte Endstück eines Sammelröhrchens (*Nga*), welches bis nahe an die Peripherie der Niere emporreicht. Seiner aus cylindro-kubischen Zellen bestehenden Wand liegt rechts und nach oben eine Zellmasse an (*Inz*), welche durch ihr kompaktes, epitheliales Aussehen sich von dem umliegenden dichten Bindegewebe scharf abhebt. Wir erkennen diese Zellmasse als die Innenzone des metanephrogenen Gewebes wieder. An dem vorliegenden Präparate besitzt die letztere die Form eines Komma. Die Zellen der verdickten unteren Partie (vgl. die Figur) sind in zwei Reihen angeordnet, welche der Wand des Sammelröhrchens parallel verlaufen, zwischen diesen bemerkt man eine helle Grenzlinie. Nach unten biegen diese beiden Reihen in einander um. Nach der Peripherie zu wird diese Anordnung weniger deutlich, indem die Zellen der beiden Reihen hier mit ihren einander zugekehrten Polen zwischen einander greifen.

Oft stößt man in den Zellen der central gelegenen, verdickten Partie der Innenzone, wo letztere das gleiche Verhalten zeigt, wie an dem vorliegenden Präparate, auf Kerntheilungen. Man sieht dann ferner, wie diejenigen Kerne, welche in Theilung begriffen sind oder unmittelbar vor derselben sich befinden, der mittleren hellen Grenzlinie immer näher gelegen sind als die übrigen Kerne. Wir schließen aus dieser Thatsache, dass die Zellen der beiden Reihen mit ihren freien Polen einander zugekehrt sind.

Verfolgen wir nun die Serie, von welcher das in Fig. 103 gezeichnete Präparat stammt, nach beiden Seiten, so wird die helle Grenzlinie zwischen den beiden Zellreihen der unteren Partie der Innenzone bald undeutlicher, und die Zellen greifen hier, wie am vorliegenden Präparate nach oben hin, mit ihren freien Polen zwischen einander. Wie senkrecht zu dieser Richtung geführte Schnitte lehren, kommen diese Bilder dadurch zu Stande, dass die Innenzone über das Endstück des Sammelröhrchens eine Mütze bildet, welche auf der einen Seite centralwärts in einen leicht angeschwollenen ovalen Zipfel ausläuft. Die Mitte eines solchen Zipfels ist an dem in Fig. 103 wiedergegebenen Präparate längs durchschnitten. Dieser Zipfel stellt die erste Anlage eines Harnkanälchens dar.

Die Veränderungen, welche derselbe in der nächst folgenden Zeit bietet, sind leicht zu verfolgen. Erstens nehmen seine Zellen an Höhe zu, und die Wände heben sich von einander etwas ab, so dass man bald in seiner Mitte ein undeutliches Lumen wahrnehmen kann (vgl. Fig. 102). Durch diese Veränderungen hebt sich der Zipfel von dem unveränderten peripherischen Theile der Innenzone etwas ab, hängt jedoch mit diesem noch fest zusammen, indem seine Wandzellen in den zwei Zellreihen der Innenzone ihre direkte Fortsetzung finden. An der Zusammenhangsstelle findet nun eine Umlagerung der Zellen in der Weise statt, dass einige sich mit ihren freien Polen centralwärts gegen die Mitte des Zipfels wenden. Der Zipfel bekommt hierdurch eine deutliche Abgrenzung gegen den peripherischen Rest der Innenzone, obwohl seine Wandzellen peripherwärts den Zellen der Innenzone direkt anliegen. Gleichzeitig mit dieser Umlagerung nimmt das Lumen des Zipfels an Größe und Deutlichkeit zu, und die Wandzellen weisen gegen dasselbe scharfe Grenzen auf. In dieser Weise ist aus dem Zipfel ein ovales Bläschen, dessen Wand aus einem einschichtigen Epithel besteht, hervorgegangen. Eine Harnkanälchenanlage, welche diese Entwicklung zeigt, ist in Fig. 105 rechts dargestellt. An dieser Figur sind die

zwei Endstücke (*Nga*) eines dichotomisch getheilten Sammelröhrchens getroffen, die Theilungsstelle selbst ist aber hier nicht sichtbar. Unterhalb des rechten Endstückes befinden sich quer durchschnittene Theile eines schon recht weit entwickelten Harnkanälchens. Die junge, oben erwähnte Kanälchenanlage, welche sich dem rechten Endstücke des Sammelröhrchens anschließt, ist in ihrem unteren Ende nicht genau in der Mitte getroffen; ihr Lumen erscheint darum etwas kleiner, und die untere Wand etwas dicker, als es in der Mitte der Fall ist. Peripherwärts, wo das Bläschen noch mit der Innenzone zusammenhängt, vermag man nach der Richtung der Kerne zu entscheiden, welche Zellen dem ersteren, und welche der letzteren angehören. Nur bezüglich eines Kernes ist diese Entscheidung schwer.

Wie aus der Figur hervorgeht, wölbt sich die unterhalb dieser Zusammenhangsstelle gelegene Wandpartie des Bläschens, welche dem Sammelröhrchen zugekehrt ist, gegen letzteres leicht vor, und dieses weist der Vorwölbung entsprechend eine leichte Depression seiner Wand auf.

Die peripherwärts von dem Bläschen gelegene Innenzone besitzt dieselbe Kommaform und die gleiche Anordnung ihrer Zellen, wie oben für das in Fig. 103 gezeichnete Präparat beschrieben wurde.

Dem linken Endstücke desselben Sammelröhrchens (Fig. 105) liegt ein größeres Bläschen an, welches in keinem Zusammenhange mehr mit der Innenzone steht. Seine Wand besteht aus einem einschichtigen Epithel, welches in der oberen Hälfte des Bläschens seine größte Höhe besitzt, nach unten aber allmählich niedriger wird. Die schon an dem jüngeren Bläschen (rechts an derselben Figur) wahrnehmbare Vorwölbung seiner oberen Wandpartie gegen das Sammelröhrchen, tritt an dem vorliegenden Bläschen viel deutlicher hervor, und man bemerkt, wie die Wand des Sammelröhrchens oberhalb dieser Vorwölbung an dem Schnitte spornförmig vorspringt. Was die körperliche Form des Bläschens betrifft, so ist dieselbe keine genau eiförmige, die untere Hälfte desselben ist nämlich gegen das Sammelröhrchen schwach abgeplattet.

Abgesehen von ihrer Trennung von dem Bläschen ist das Verhalten der Innenzone hier das gleiche wie auf der anderen Seite.

Ähnliche Stadien in der Entwicklung der Harnkanälchen, wie das oben beschriebene, sind in Fig. 104 und 110 wiedergegeben. Das letztere dieser beiden zeigt jedoch eine etwas stärkere Entwicklung des Fortsatzes gegen das Sammelröhrchen, als das oben beschriebene Bläschen.

Die Gestalt der jungen Harnkanälchenanlagen wechselt in der Weise, dass einige mehr lang und schmal sind, andere dagegen etwas kürzer und plumper.

Ein etwas älteres Stadium ist in Fig. 106 gezeichnet. Dasselbe unterscheidet sich von dem nächst jüngeren besonders durch die Verdickung der oberen Hälfte seiner vom Sammelröhrchen abgekehrten Wand. Die Zellen dieser Partie sind sehr hoch und scheinen in lebhafter Theilung begriffen zu sein. An dem vorliegenden Präparate bemerkt man zwei große Kerne, welche dem Lumen näher gerückt sind und vor der Theilung sich zu befinden scheinen. Zwischen diesen ist eine Zelle mit hellem Protoplasma gelegen, deren Kern, wie das Nachbarpräparat lehrt, sich eben theilt. Die Kerne der zwischenliegenden Zellen sind zum Theil zusammengedrückt, und in Folge dessen stäbchenförmig und stark gefärbt. Im Lumen des Bläschens ist eine Zelle gelegen, welche wahrscheinlich aus der Wand herausgetreten ist.

Die hohen Zellen dieser Wandpartie legen sich über die mehr niedrigen der unteren Partie, so dass einige der letzteren nicht mehr mit ihren freien Polen bis zum Lumen reichen. Die Wand bekommt hierdurch ein zweischichtiges Aussehen. Dieser Process fängt in der Mitte der vom Sammelröhrchen abgekehrten Wand an; nach den beiden Seiten bemerkt man wohl eine Verdickung der oberen Wandpartie, das Epithel derselben legt sich jedoch hier nicht über dasjenige der unteren Wandhälfte (vgl. das unter einem anderen Winkel durchschnittene, ungefähr eben so weit entwickelte Bläschen in Fig. 104, Mitte).

In der folgenden Zeit wuchert nun diese Wandpartie lippenförmig ins Lumen des Bläschens ein, so dass letzteres immer enger und an den Längsschnitten der Kanälchenanlagen mehr spaltförmig und hakenförmig gebogen erscheint (vgl. Fig. 107 und 108). Zu derselben Zeit breitet sich die Verdickung mehr und mehr nach beiden Seiten hin aus. Etwas später, oder in einigen Fällen gleichzeitig hiermit, bemerkt man an der Außenfläche der vom Sammelröhrchen abgekehrten Wand, der verdickten Stelle entsprechend, eine kleine Einbuchtung (vgl. Fig. 107). Kurz nachdem die Wandverdickung eine Entwicklungsstufe wie in Fig. 108, rechts, erreicht hat, wird man in der Mitte derselben auf eine Spalte aufmerksam, welche die Verdickung in zwei Blätter theilt, ein oberes und ein unteres Blatt. Die Spalte tritt, wie oben erwähnt, zuerst als eine kleine Einbuchtung auf, verlängert sich dann nach innen, indem die

zwei Zellblätter mit ihren Basalflächen aus einander weichen. Zwischen den beiden Blättern entsteht in dieser Weise ein leerer, sichelförmiger Raum (vgl. Fig. 109 und 104, rechts).

Gleichzeitig mit der Bildung dieser Spalte, in welche sich später der Glomerulus hineinbildet, hat sich die Kanälchenanlage auch in anderen Beziehungen verändert. Der ursprünglich kurze, gerade Fortsatz der Anlage gegen das Sammelröhrchen ist in die Länge gewachsen und hat sich nach dem letzteren zu mit seinem obersten Theile gebogen. Die erste Andeutung dieser Biegung ist in Fig. 108, links, wahrnehmbar, in Fig. 109 schon recht hervortretend. An der Berührungsstelle dieses Fortsatzes mit dem Sammelröhrchen liegt der erstere jetzt in der tellerförmigen Vertiefung der Wand des letzteren wie eingefalzt.

Durch die Bildung der oben beschriebenen Spalte einerseits und die Biegung des oberen Fortsatzes andererseits gewinnt die Kanälchenanlage an Längsschnitten eine **S**-Form (vgl. Fig. 104, rechts). Der obere Schenkel dieses **S** weist einen drehrunden Querschnitt auf, der untere ist dagegen schalenförmig verbreitert. Der erstere besitzt ein hohes cylindrisches Epithel, der letztere ist auf seiner konvexen Seite von einem kubischen Epithel, auf seiner konkaven von einem cylindrischen bekleidet.

In die Spalte wachsen nun von außen Bindegewebe und Gefäße ein. An der Berührungsstelle des cylindrischen Kanälchfortsatzes mit dem Sammelröhrchen verbinden sich die Epithelien der beiden, und das Lumen der Kanälchenanlage geht in das des Sammelröhrchens über.

Diesen interessanten Process, der von keinem der früheren Untersucher eingehend behandelt wurde, werden wir hier etwas genauer betrachten. Mit stärkerer Vergrößerung als die übrigen Kanälchenanlagen ist in Fig. 111 eine abgebildet, deren Wand mit dem Sammelröhrchen zu verschmelzen angefangen hat. Wir vermögen hier noch mit Bestimmtheit für jede Zelle an der Berührungsstelle zu entscheiden, ob dieselbe der Kanälchenanlage oder dem Sammelröhrchen angehört. Gleichzeitig sehen wir aber, dass die Grenzlinie zwischen den beiden Epithelien nicht länger so scharf ist wie z. B. an der entsprechenden Stelle in Fig. 104, rechts, und man bekommt, besonders wenn man den Tubus leicht hebt und senkt, den Eindruck, als böge sich die eine Wand der Kanälchenanlage an der Berührungsstelle in die untere rechte, die andere in die obere linke Wandpartie des Sammelröhrchens um. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass man

mit einer bestimmten Einstellung nicht gleichzeitig eine Umbiegung der beiden Wände zu sehen vermag; entweder sieht man die Umbiegung auf der einen Seite und nicht auf der anderen oder umgekehrt. Dieses letztere Verhalten beruht darauf, dass diejenige Zelle, welche der Mitte der Berührungsstelle entsprechend in der Wand des Sammelröhrchens gelegen ist (vgl. die Figur 111), bei der einen Einstellung die Umbiegung der oberen linken Wandpartie des Sammelröhrchens in die entsprechende Wand der Kanälchenanlage vermittelt, bei einer anderen Einstellung dagegen die Umbiegung der unteren rechten Wandpartie des Sammelröhrchens in die letzterer anliegende Wand der Kanälchenanlage. Diese Zelle scheint vor der Theilung zu stehen.

Dasselbe Bild, in der Mitte der Berührungsstelle zwischen Sammelröhrchen und Kanälchenanlage, eine Zelle, deren Kern sich vor der Theilung zu befinden scheint, oder in anderen Fällen in Theilung begriffen ist, ist mir nun an mehreren Kanälchenanlagen gleichen Alters wie die eben beschriebene begegnet. Nicht nur in der Wand des Sammelröhrchens habe ich ein ähnliches Verhalten der centralen Zelle gesehen, sondern auch in der der Kanälchenanlage.

Untersucht man nun Kanälchenanlagen, welche etwas älter als die oben beschriebene sind, und welche mit dem Sammelröhrchen eben vollständig verschmolzen sind, so vermag man noch oft an der Verlöthungsstelle der Kanälchenanlage mit dem Sammelröhrchen nach der Stellung der Kerne zu erkennen, welche von diesen aus der Wand des Sammelröhrchens, und welche aus der der Kanälchenanlage stammen.

Mehrmals habe ich nun in solchen Fällen gesehen, dass an der Verlöthungsstelle zwei einander direkt gegenüberliegende Zellen, die von einander durch das feine spaltförmige Lumen getrennt sind, ein Verhalten ihrer Kerne aufweisen, welches beweist, dass sie aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind. In einigen Fällen habe ich sogar zwei Paare solcher Zellen beobachtet, von denen ich mit Bestimmtheit sagen kann, dass das eine Paar aus der Wand des Sammelröhrchens, das andere dagegen aus der Wand der Kanälchenanlage hervorgegangen ist.

Es liegt nun nahe, diese Bilder mit den zuerst geschilderten (vgl. Fig. 111) zu kombiniren, und auf Grundlage derselben anzunehmen, dass die Zelltheilungen, welche man eben an der Berührungsstelle zwischen Sammelröhrchen und Kanälchenanlage vorfindet,

für den Durchbruch des Lumens der Kanälchenanlage in das des Sammelröhrchens von Bedeutung sind.

Ob eine Theilung von Zellen an der Verschmelzungsstelle ein konstanter Vorgang ist, darüber darf ich keine sichere Meinung äußern.

Schon hergestellt sehen wir diese Kommunikation an der in Fig. 112 wiedergegebenen Kanälchenanlage. Vom Sammelröhrchen (*Nga*) führt hier ein cylindrisches Kanälchenstück im Bogen nach unten, biegt sich dann scharf nach aufwärts gegen das Sammelrohr, während seine Wand sich gleichzeitig verdickt. Indem das Sammelröhrchen dem weiteren Wachsthum des Harnkanälchens in dieser Richtung bald eine Grenze setzt, biegt sich letzteres wieder nach unten und setzt sich in den verbreiterten Endtheil fort. Dabei nimmt das Epithel der konvexen unteren Wand des letzteren rasch an Höhe ab und wird kubisch bis plattenförmig. Auch das Epithel der konkaven Wand wird beim Übergange in den Endtheil etwas niedriger. Das plattenförmige Epithel, welches die konvexe Wand des schalenförmigen Endtheiles des jungen Harnkanälchens bildet, stellt das äußere Blatt der Glomeruluskapsel dar, das etwas höhere Epithel der konkaven Wand das innere Blatt oder das Knäuelepithel. Die nach oben und außen offene Vertiefung der Glomeruluskapsel wird von Bindegewebe, in welchem man auch einige Blutkörperchen bemerkt, ausgefüllt. Sicher ist es, dass Bindegewebe mit Gefäßen in die Glomeruluskapsel von außen eindringen; ob auch Gefäßanlagen und Blutkörperchen hier primär auftreten können, wie einige Forscher, jedoch ohne den Beweis hierfür zu erbringen, meinen, ist schwer zu entscheiden. Trotz vieler angestellten Untersuchungen habe ich selbst keine Stütze für diese Annahme gefunden.

Führt man den Schnitt anstatt sagittal senkrecht auf diese Richtung durch die Mitte der Glomeruluskapsel, so bekommt man in der an Fig. 112 durch zwei Pfeile angedeuteten Ebene ein Bild, wie es in Fig. 113 dargestellt ist. Dieses stammt von einem jungen Harnkanälchen, welches nur wenig größer ist als das oben beschriebene. Wir sehen hier gegen die Peripherie der Niere den Querschnitt durch das Endstück des Sammelröhrchens, welches von der Innenzone bedeckt ist. Centralwärts von dem Sammelröhrchen ist das Harnkanälchen selbst dort getroffen, wo es in peripherischer Richtung gegen ersteres aufsteigt (vgl. Fig. 112); noch weiter centralwärts bemerkt man den halbmondförmigen Querschnitt der Glomeruluskapsel. Zwischen dem Knäuelepithel der letzteren und dem aufsteigenden

Schenkel des Kanälchens ist Bindegewebe, in welchem man an den Nachbarpräparaten auch einige Blutkörperchen wahrnimmt, gelegen.

Das letzte Stadium in der Entwicklung der Harnkanälchen, welches hier erwähnt werden soll, ist in Fig. 114 dargestellt. Von dem trichterförmig vorspringenden Endstücke des Sammelröhrchens verläuft das dünne Anfangsstück des Harnkanälchens (*V*) etwas nach der Seite, biegt sich dann centralwärts, während gleichzeitig seine Dicke etwas zunimmt (H_1). Dann biegt sich das Kanälchen peripherwärts (H_2) und steigt bis zu seiner Abgangsstelle vom Sammelröhrchen hinauf. Hier folgt nun eine eben so scharfe Knickung des Kanälchens (*Tc*) nach unten, dann ein engeres, mehr dünnwandiges Stück, welches sich in die Epithelschale der Glomeruluskapsel fortsetzt. Die nach der Peripherie gekehrte Wand der letzteren (*in.Bl*) zeigt hier eine stärkere Vertiefung als bei dem letzterwähnten Stadium. In dem Bindegewebe, welches diese Vertiefung ausfüllt, bemerkt man ein quer durchschnittenes kleines Gefäß. Das Knäuelepithel der Glomeruluskapsel zeigt jetzt eine etwas zackige Grenzlinie gegen das Lumen, ein Verhalten, welches in späteren Stadien noch mehr hervortritt. Das äußere Blatt der Glomeruluskapsel (*äuß.Bl*) besitzt in diesem Stadium die geringe Höhe, welche es immer später charakterisirt.

Von den fünf Abschnitten, welche wir in diesem Stadium an dem Harnkanälchen unterscheiden können, deute ich das erste Stück (*V*) als das spätere Verbindungs- oder Schaltstück, dann kommen die beiden Schenkel der Henle'schen Schleife (H_1 und H_2), sodann der weitere Tubulus contortus (*Tc*), der sich endlich durch einen engen Hals in die Glomeruluskapsel (*Glk*) fortsetzt.

An der Bildung des Anfangstheiles des Verbindungsstückes scheinen die Wandzellen des Sammelröhrchens in sehr beschränktem Maße sich zu betheiligen (vgl. Fig. 114 mit Fig. 112), sonst nimmt der ganze übrige Theil des Harnkanälchens aus der Innenzone des metanephrogenen Gewebes seinen Ursprung.

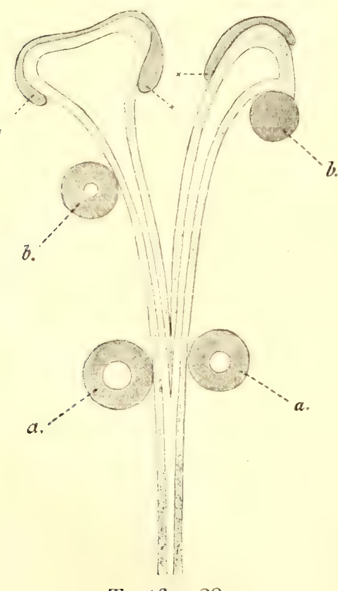
Meine Untersuchungen haben mich also zu ähnlichen Resultaten geführt, wie die, welche von Herring (XX, 1900) neulich vertreten sind.

Der Beschreibung der Harnkanälchenanlagen nach Schnittpräparaten soll nur hinzugefügt werden, dass ich durch Zupfpräparate meine an Schnitten gewonnenen Resultate kontrollirt habe. Diese Methode erleichterte mir sehr die Auffassung der körperlichen Form der verschiedenen Stadien.

An solchen in Glycerinwasser aufgehellten Präparaten treten die Grenzen der Harnkanälchenanlagen gegen die Sammelröhrchen, an welchen sie bei nicht zu starker Maceration gewöhnlich haften bleiben, mit außerordentlicher Schärfe und Klarheit hervor.

Eine so weit entwickelte Niere wie diejenige dieses Embryo, in welcher die Nierengangäste so verästelt, und so viele Harnkanälchen zur Bildung gekommen sind, kann natürlich kein günstiges Material für das Studium der Verästelung der Nierengangäste sein. Was ich hier darüber mitzutheilen vermag, bezieht sich nur auf die Endtheile der Nierengangäste — die Sammelröhrchen — und ist recht dürftig.

In der Rindenzone trifft man oft auf Sammelröhrchen, welche sich dichotomisch in zwei ungefähr gleich große Endstücke theilen (vgl. Fig. 104, 105, 108). Diese letzteren liegen einander gewöhnlich sehr nahe. Jedem derselben schließt sich eine Harnkanälchenanlage an. Je mehr die Endstücke des Sammelröhrchens an Länge und Größe mit einander übereinstimmen, desto mehr stimmen auch die Harnkanälchenanlagen in ihrem Entwicklungsgrade überein. Peripherwärts von diesen mehr oder weniger weit entwickelten Anlagen wird die Kuppe jedes Endstückes von der Innenzone mantelförmig umgeben. Aus dem Verhalten der letzteren geht deutlich hervor, dass auch das folgende Paar von Harnkanälchen auf derselben Seite, wie die älteren, nämlich auf der Außenseite, zur Entwicklung gelangen werden.



Textfig. 28.

An anderen Sammelröhrchen habe ich ein Verhalten der Endstücke beobachtet, wie es nach einem Präparate in Textfig. 28 schematisch dargestellt ist. Auch hier ist das Sammelröhrchen in zwei divergent verlaufende Endstücke getheilt. Ungefähr in derselben Höhe schließt sich unmittelbar oberhalb der Theilungsstelle jedem Endstücke ein schon weit entwickeltes Harnkanälchen (*a*) an. Ein Stück weiter nach der Peripherie folgt wieder auf derselben

Seite jedes Endstückes ein etwas jüngeres Kanälchen (*b*), welches auch, worauf in der Zeichnung nicht Rücksicht genommen ist, mit dem Sammelröhrchen in offener Kommunikation steht. Dann erweitert sich das linke Endstück des Nierengangastes zu einem Bläschen, welches eine Einwölbung seiner oberen Wand aufweist. Dasselbe wird von der Innenzone umgeben; sowohl rechts wie links ist letztere keulenförmig verdickt (×), was darauf hinweist, dass Harnkanälchen später hier zur Entwicklung gelangen werden.

Das rechte Endstück des Sammelröhrchens ist weniger erweitert als das linke. Die Innenzone, welche es bedeckt, zeigt hier eine kleine Verdickung auf der gegen das andere Endstück gekehrten Seite. Wir können hieraus schließen, dass ein Harnkanälchen früher auf dieser Seite als auf der anderen sich entwickeln wird.

Wie man einsehen wird, lässt sich das erst beschriebene Verhalten der Endstücke eines Sammelröhrchens (vgl. Fig. 104, 105, 108) aus demjenigen des linken Endstückes von dem in Textfig. 28 dargestellten Sammelröhrchen ableiten. Man denke sich nur, dass letzteres sich theilen werde, was es auch in der That, nach der Einwölbung seiner oberen Wand zu schließen, angefangen hat. Durch das Wachsthum der dadurch hervorgegangenen zwei Endstücke und die weitere Differenzirung der Innenzone würde man dann ein Verhalten bekommen, wie es uns in den oben erwähnten Figuren begegnet. Solche Zwischenstadien kommen auch sehr oft in meinen Präparaten vor.

Wie das rechte Endstück in Textfig. 28 sich später verhalten wird — ob dasselbe nach dem Hervorgehen des Harnkanälchens auf seiner linken Seite (×) weiter wachsen, und dann das folgende Harnkanälchen wieder auf seiner rechten Seite auftreten wird, oder ob das Endstück sich dann gleich theilen wird und wie das linke sich verhalten — darüber bin ich noch nicht klar geworden. Wie man einsehen wird, ist diese Frage nicht ohne Bedeutung für das Verständnis des gegenseitigen Verhaltens zwischen Sammelröhrchen und Harnkanälchen in der entwickelten Niere.

Während das Bindegewebe der Marksubstanz recht zellenarm ist und wesentlich nur als die Membranae propriae der Nierengangäste und Harnkanälchen und als dünne Lagen um die Gefäße wahrnehmbar ist, besitzt dasselbe in der Rindenzone eine viel größere Ausbreitung zwischen den Endstücken der Sammelröhrchen, um welche seine Zellen koncentrisch gelagert sind. In der

am meisten peripherisch gelegenen Rindenzone weisen die Bindegewebszellen ganz runde oder ovale Kerne auf; je weiter man sich aber dem Marke nähert, desto länger und schmäler werden die Kerne, und immer mehr tritt das Bindegewebe, wie erwähnt, zwischen den Kanälchen zurück.

Das Aussehen des interstitiellen Gewebes in der äußeren Rindenzone erinnert vollständig an dasjenige der Außenzone des metanephrogenen Gewebes bei dem ältesten der früher beschriebenen Stadien von Kaninchen, und wir werden wohl mit Recht annehmen dürfen, dass dieses Gewebe auch hier denselben Ursprung besitzt wie dort.

Die Oberfläche der Rindenzone wird von einem mehr zellenarmen Bindegewebe mit stark entwickelter Intercellularsubstanz, welche Andeutung zu einer fibrillären Struktur aufweist, bedeckt. Dieses Bindegewebe stellt die Kapsel der Niere dar. Während der Härtung und Einbettung des Materials lösen sich die oberflächlichen Schichten gewöhnlich lamellenförmig von einander und von den mit dem Bindegewebe der Rindensubstanz in Verbindung bleibenden unteren ab (vgl. Fig. 102—112); — dasselbe lässt sich auch an Stücken, welche mit Salzsäure behandelt sind, beobachten. Die Kerne der oberflächlichen Schichten der Kapsel sind länglich, nach verschiedenen Richtungen gekehrt, diejenigen der unteren Lagen dagegen mehr rundlich und chromatinreich und liegen dichter beisammen. Zwischen diesem Theile der Kapsel und dem darunterliegenden interstitiellen Gewebe der Rindenzone lässt sich keine scharfe Grenze ziehen. In der Kapsel bemerkt man an Flächenpräparaten recht zahlreiche Gefäße.

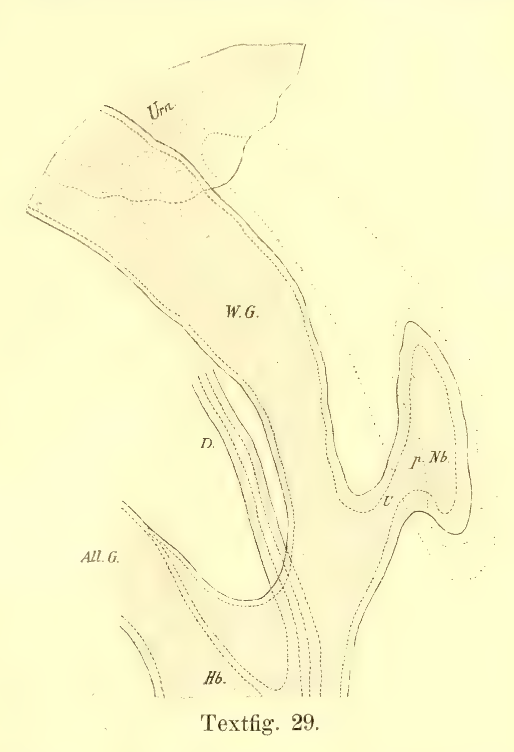
Schwein.

Das jüngste Stadium, welches mir hier zur Verfügung stand, besaß eine NSL von 10 mm und eine SSL von 9 mm. Von der Nierenanlage dieses Embryo bringt Textfig. 29 eine Profilkonstruktion.

Von dem distalen Theile des Wolff'schen Ganges geht in dorsaler und proximaler Richtung ein kurzer, breiter Stiel — der Ureter — ab, und dieser erweitert sich bald zu dem primären Nierenbecken. Dieses letztere besitzt, von der Seite gesehen, eine längliche Form; sein oberer Theil übertrifft den unteren bedeutend an Länge. An Querschnitten zeigt es eine ovale Form mit zwei schwach gewölbten, längeren Seitenwänden und einer kürzeren, stärker gewölbten dorsalen und ventralen Wand. Überall besteht die Wand aus einem ein-

schichtigen Epithel und wird von einem dichten, zellenreichen Gewebe — dem metanephrogenen Gewebe — umgeben.

In Fig. 96 ist ein Stück aus einem Querschnitte durch die Mitte der Nierenanlage wiedergegeben und zwar die dorsale Wand des primären Nierenbeckens mit dem umliegenden nephrogenen Gewebe. Was das letztere betrifft, so lassen sich die Grenzen seiner Zellen nicht wahrnehmen, man sieht nur die dicht zusammengedrängten Kerne. Deutlich erscheint die Zahl der letzteren in der dem primären Becken am nächsten gelegenen Partie als eine größere als in der peripherischen. Wir können also auch hier von einer Innen- und einer Außenzone (*Inz* und *Ausz*) des metanephrogenen Gewebes sprechen. Die Grenzen zwischen diesen beiden Zonen sind aber hier lange nicht so scharf und deutlich wie bei Kaninchen- und Menschenembryonen, bei welchen der Nierengang einen ähnlichen Grad der Entwicklung zeigt. Hier gehen dieselben in einander über, und die Grenzen, welche an der Textfig. 29 zwischen Innen- und Außenzone eingetragen sind, dürfen daher nur als annähernde aufgefasst werden.



Textfig. 29.

An dem Schnittpräparate (Fig. 96) erkennt man die gleiche strahlenförmige Anordnung der Zellen der Innenzone zu den Wandzellen des primären Nierenbeckens, welche für das Kaninchen und den Menschen beschrieben wurde.

Nach der Peripherie der Nierenanlage weist die Außenzone auch hier keine scharfen Grenzen gegen das umliegende Gewebe auf.

Proximalwärts setzt sich nun (vgl. die Profilkonstruktion) das nephrogene Gewebe als ein zellenreicher, dorsal- und medialwärts von dem Wolff'schen Gange verlaufender Strang fort, welcher von

dem letzteren durch eine Zone lockeren Bindegewebes getrennt ist und dem Ende der Innenzone des metanephrogenen Gewebes entsprechend an Dichte etwas verliert.

An Querschnitten erscheint dieser Strang rundlich, von dem umliegenden Gewebe ist er nicht scharf abgegrenzt. An der Stelle, wo die Urnierenkanälchen auftreten, verliert der Zellstrang an Mächtigkeit und entfernt sich von dem Wolff'schen Gange. Die am meisten medial gelegenen Kanälchen der hier weit entfalteten Urniere, welche man an ihrer dunkleren Farbe als die jüngsten erkennt, bilden die direkte Fortsetzung der lateralen Partie des Stranges, während die mediale Partie desselben in das dichte Mesodermgewebe, welches medial von den Kanälchen gelegen ist, sich allmählich verliert. Das erste Urnierenkanälchen, auf welches man links in der medialen Endpartie der Urniere stößt, stellt im Gegensatz zu allen seinen Nachbarn nur ein rundliches, mit einem niedrigen Epithel bekleidetes Bläschen dar und ist wahrscheinlich als eine rudimentäre Bildung aufzufassen.

In den Zellen dieses Stranges, vor Allem in denen seiner centralen Partie, bemerkt man zahlreiche Körnchen, welche sich ganz so verhalten wie diejenigen, welche wir in dieser Region sowohl bei den Vögeln, als beim Kaninchen und Menschen vorgefunden haben.

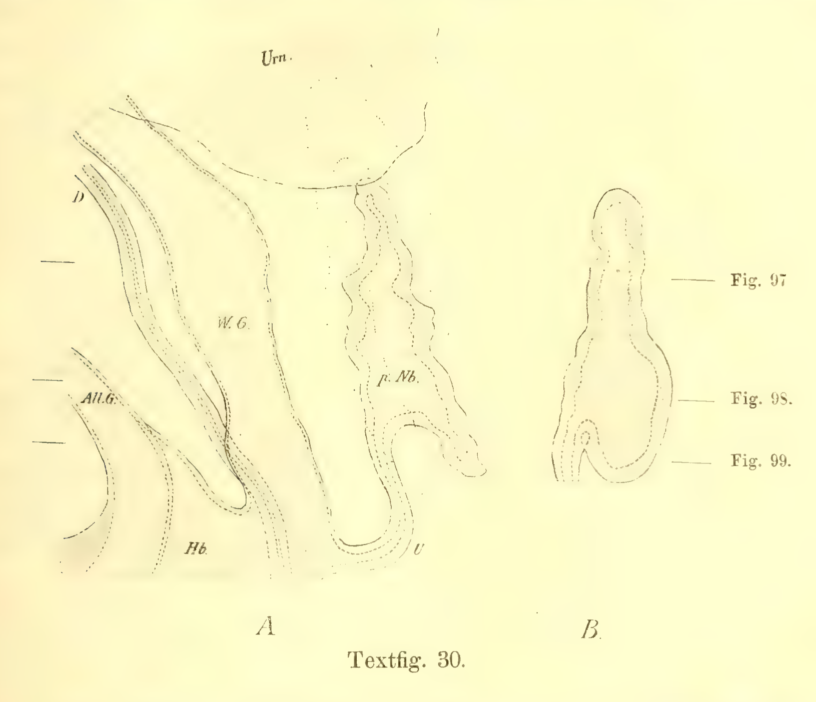
Die weitere Entwicklung der Nierenanlage des Schweines soll im Folgenden nur ganz kurz skizzirt werden.

Das primäre Nierenbecken nimmt in der folgenden Zeit an Länge zu, und zwar wächst der oberhalb der Abgangsstelle des Ureters gelegene Theil stärker in die Länge, als der untere. Zu derselben Zeit rückt das Becken in die Höhe, während der Ureter länger und schmäler wird. Gleichzeitig mit dem Längenwachsthum geht auch eine Formveränderung des primären Nierenbeckens vor sich, indem es sich mit seiner dorsalen Wand nach außen dreht, und das Lumen dabei mehr zusammengedrückt wird. An dieser Drehung betheiligt sich die untere Beckenhälfte stärker, als die obere.

Das eben Angeführte wird aus der Betrachtung der Nierenanlage eines Embryo von einer SSL = 12 mm, einer NSL = 11,6 mm näher hervorgehen. Textfig. 30 bringt von derselben zwei Profilkonstruktionen (*A* von der Seite, *B* von vorn gesehen). In Fig. 97—99 sind drei Querschnitte durch dieselbe wiedergegeben.

In Fig. 97 sehen wir einen Querschnitt durch die proximale Hälfte des primären Nierenbeckens. Letzteres besitzt eine längliche Form und ein spaltförmiges Lumen. Die mediale Wand ist mit ihrer

Fläche leicht dorsalwärts, die laterale ventralwärts gerichtet. Wo diese beiden Wände ventralwärts in einander umbiegen, springt das Becken in einer scharfen Kante vor. Die Wand des Beckens ist an drei Stellen, nämlich an jeder Seite und dorsalwärts, verdickt. Wie aus den Nachbarpräparaten hervorgeht, stellen die hier getroffenen Verdickungen warzenförmige, solide Vorsprünge der Beckenwand dar.



Textfig. 30.

Das primäre Nierenbecken wird von dem metanephrogenen Gewebe umgeben; an diesem letzteren lassen sich wieder wie bei dem jüngeren Embryo eine mehr zellenreiche und kompakte Innenzone und eine lockerere Außenzone unterscheiden. Die Grenze zwischen beiden ist auch hier keine scharfe. Besonders deutlich tritt die Innenzone um die Wandverdickungen des Beckens herum hervor. An der ventralen Kante lässt sich aber keine Innenzone nachweisen. Hier liegt die Außenzone der Beckenwand direkt an. Die am meisten peripherisch gelegenen Zellen der Außenzone zeigen eine koncentrische Schichtung zu den mehr centralen und liegen nicht so dicht beisammen wie jene.

Der oberhalb der Stelle, durch welche dieser Schnitt geführt ist, gelegene Theil des Beckens besitzt einen mehr ovalen Querschnitt und wird ringsherum von der Innenzone umgeben. Mit seinen Wänden ist

das Becken auch hier so gestellt, wie aus der eben beschriebenen Figur hervorgeht. An einigen Stellen bemerkt man auch in diesem proximalen Theile des primären Nierenbeckens kleine Wandverdickungen, welche dasselbe Verhalten zeigen wie die oben beschriebenen.

Distalwärts biegt sich nun das primäre Nierenbecken lateralwärts, so dass die mediale Wand stark dorsalwärts gerichtet wird, die laterale mehr ventralwärts, dabei behält aber die ventrale Kante, an welcher sich die zwei letzteren Wände vereinigen, dieselbe Stellung wie im proximalen Theile des Beckens und springt hier noch mehr ventralwärts hervor. Das Becken bekommt in dieser Weise eine winklig gebogene Form, wie aus Fig. 98 hervorgeht. An der medialen Wand bemerkt man hier an der Stelle, wo dieselbe sich ventralwärts biegt, eine kleine warzenförmige Verdickung. Ein kleines Stück ventralwärts von letzterer hört die Innenzone auf und lässt die ventralwärts vorspringende Kante frei. Dorsalwärts besitzt die Innenzone deutliche Grenzen gegen die Außenzone, was sonst aber nicht der Fall ist.

Weiter distalwärts folgt jetzt, wie aus der Textfig. 30 hervorgeht, der Abgang des Ureters von dem Becken. Dieses weist unterhalb der Abgangsstelle einen ovalen Querschnitt auf (vgl. Fig. 99) mit der einen Längswand gerade ventral-, mit der anderen gerade dorsalwärts gekehrt. Ringsum wird das Becken von der Innenzone umgeben, welche sich hier recht scharf von der Außenzone abhebt. Distalwärts nimmt dann allmählich das Becken an Breite ab.

Der Ureter verläuft von seiner Abgangsstelle aus dem Nierenbecken erst medial- und distalwärts, wendet sich dann lateralwärts und mündet schließlich in die laterale Ecke des dorsalen Seitenflügels der Harnblase, dessen Form noch auf seinen Ursprung aus dem distalen Theile des Wolff'schen Ganges hinweist.

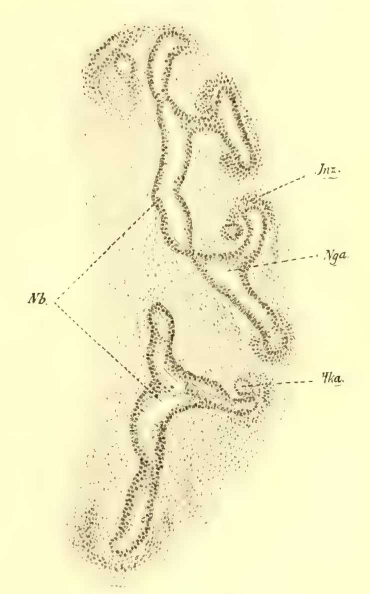
Oberhalb der Stelle, wo das primäre Nierenbecken und die Innenzone aufhören, setzt sich das übrige nephrogene Gewebe als eine Fortsetzung der Außenzone des metanephrogenen Gewebes proximalwärts fort und bildet an den Querschnitten einen an der medialen Seite des caudalen Urnierenendes gelegenen rundlichen Strang, dessen peripherische, spindelförmige Zellen koncentrisch um die centralen, dichter zusammengedrängten, gelagert sind. In den centralen Zellen dieses Stranges bemerkt man eine nicht geringe Zahl von Körnchen. Proximalwärts verliert der Strang, welcher lockerer ist, als der entsprechende bei dem jüngeren Embryo, mehr und mehr an Deutlichkeit und geht in das medialwärts von den Urnierenkanälchen gelegene Mesodermgewebe allmählich über.

An den etwas älteren Embryonen ist nun der proximale Theil des primären Nierenbeckens noch mehr in die Länge gewachsen, besitzt einen rundlichen Querschnitt und zeigt mehrere kurze Seitensprossen.

Der distale Theil desselben bleibt im Längenwachsthum zurück und ist Anfangs bedeutend breiter als der proximale; auch von der Wand dieses Theiles gehen einige Seitensprossen aus. Diejenige Partie des Beckens, von welcher der Ureter abgeht, springt nach innen und ventralwärts schnabelförmig vor.

Wie früher für Kaninchen und Menschen beschrieben wurde, sammelt sich die Innenzone des metanephrogenen Gewebes um die Endstücke der aus dem primären Nierenbecken vorsprossenden Äste — die Nierengangäste — und nähert sich mit den letzteren, welche in die Länge wachsen, der Peripherie der Nierenanlage, während sie den centralen Theil des primären Nierenbeckens — das spätere Becken der Niere — frei lässt.

Von einem Embryo, der eine SSL von 18,0 mm und eine NSL von 15,5 mm besaß, ist in Textfig. 31 ein Längsschnitt durch die Nierenanlage gezeichnet, welcher ein Bild der Verästelung des Nierenganges in diesem Alter darbietet. An dem Schnitte sind drei von den röhrenförmig erscheinenden Nierenbecken (*Nb*) ausgehende Nierengangäste sichtbar, welche dorsalwärts ziehen. Jeder der letzteren theilt sich dichotomisch (die Theilung des distalen Astes ist hier nicht zu sehen). Ganz so wie diese Nierengangäste verhält sich nun eine Reihe anderer, welche medial- und lateralwärts von dem Nierenbecken nach der Peripherie ausstrahlen. In derselben Richtung wie der Ureter geht aber in der ganzen mittleren Partie der Nierenanlage kein Nierengangast ab.



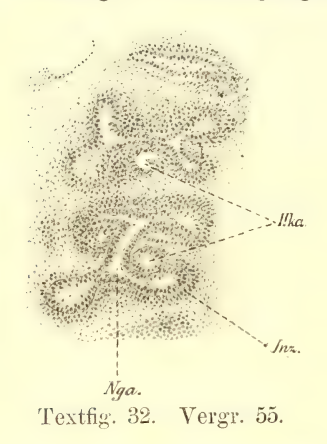
Textfig. 31. Vergr. 55.

Während der folgenden Zeit theilen sich nun die erweiterten Endstücke der Nierengangäste wieder dichotomisch, und so schreitet die Verästelung der Nierengangäste weiter fort, jedenfalls so weit ich dieselbe verfolgt habe, nämlich bis zu einem Stadium, wo die SS-Länge 46,7 mm betrug.

An den Abgangsstellen der neuen Äste aus den Endstücken der älteren bemerkt man Anfangs warzenförmige Verdickungen der Wand der letzteren, ähnlich den früher von der Wand des primären Nierenbeckens beschriebenen.

Diese Theilung der Nierengangäste ist nicht immer sofort als eine dichotomische zu erkennen, indem die Theilungsäste oft von sehr verschiedener Länge sind, und der eine oder beide gleich nachher sich wieder theilen.

In Textfig. 31 wird man dagegen überall die dichotomische Theilung der Nierengangäste erkennen, eben so in Textfig. 32, wo ein Stück eines Horizontalschnittes durch die ventrale Partie der Nierenanlage eines 22 mm langen (SSL) Embryo wiedergegeben ist. Man muss sich hier vorstellen, dass ein Nierengangast aus dem Becken von einer unter dem Papier gelegenen Ebene gegen den Beobachter ausgeht. Dieser theilt sich bald in einen proximalen und einen distalen Ast; der proximale (vgl. die Textfigur) theilt sich in zwei horizontal gestellte Nebenäste, und jeder der letzteren wiederum in zwei vertikal gestellte. Aus dem distalen Nierengangaste aber gehen zwei vertikal gestellte Nebenäste hervor und aus diesen wieder zwei horizontal gestellte. Die linken Endäste des proximalen und die rechten des distalen Nierengangastes biegen sich nach dem Centrum der Nierenanlage, die rechten des proximalen und die linken des distalen aber sind peripherwärts gebogen.

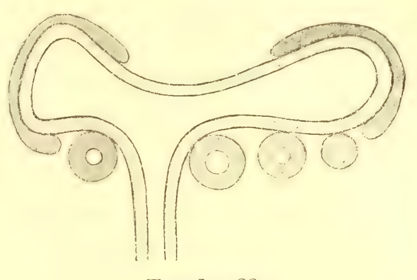


Textfig. 32. Vergr. 55.

Das Verhalten der Innenzone des metanephrogenen Gewebes zu den Nierengangästen stimmt nun im Principe mit demselben beim Kaninchen überein; der Theilung der Nierengangäste folgt die Theilung der Innenzone. Aus denjenigen Partien der letzteren, welche dem Stamme des sich theilenden Nierengangastes am nächsten liegen, entstehen zuerst die jungen Harnkanälchen (vgl. Textfig. 31). Dabei ist zu bemerken, dass ein Nierengangast ohne sich zu theilen ein längeres Stück weiter wachsen kann. Es können dann mehrere Harnkanälchenanlagen nach einander von der Innenzone auf derselben Seite des Nierengangastes abgeschnürt werden, wie in Textfig. 33 schematisch dargestellt.

Immer werden die ersten Harnkanälchenanlagen der jungen

Niere, wie oben erwähnt, auf der dem Centrum der letzteren zugekehrten Seite der Nierengangäste gebildet (vgl. Textfig. 31). Erst nachdem auf dieser Seite mehrere Harnkanälchenanlagen entstanden sind, oder die Nierengangäste sich einmal oder mehrmals getheilt haben, treten auch auf der gegen die Peripherie sich kehrenden Seite derselben Harnkanälchen auf.



Textfig. 33.

Was die Zeit für die Entstehung der ersten Harnkanälchenanlagen betrifft, so finde ich bei einem Embryo von einer SSL = 14,7 mm noch keine, dagegen bei einem 16 mm langen Embryo an der Theilungsstelle jedes primären Nierengangastes zwei deutliche Anlagen, die meistens schon von der Innenzone abgeschnürte Bläschen bilden.

Was nun die Entwicklungsweise der Harnkanälchen betrifft, so stimmt dieselbe mit der für den Menschen geschilderten im Princip vollkommen überein. Die in parallelen Reihen gestellten Zellen der Innenzone, welche das Endstück eines Nierengangastes umgeben, nehmen in der dem Stamme des letzteren zugekehrten Partie eine radiäre Anordnung an und bilden ein solides, eiförmiges Körperchen, dessen cylindrische Zellen ein epitheliales Aussehen zeigen. Nach der Peripherie zu hängt dieses Körperchen, welches die junge Harnkanälchenanlage darstellt, mit der Innenzone noch zusammen. Die Zellen der letzteren weisen hier das gleiche Verhalten zu der Wand des Nierengangastes auf wie früher zu derjenigen des primären Nierenbeckens. Im Centrum der Anlage tritt nun ein Lumen auf (vgl. Fig. 115). Bevor das Lumen deutlich wird, bemerkt man hier wie auch beim Kaninchen und Menschen, dass in einigen Anlagen eben in ihrem Centrum eine Zelle gelegen ist, deren Kern stark geschrumpft erscheint (ein Verhalten, worauf schon Emery [VIII, 1883] aufmerksam gemacht hat). Bald erfolgt nun die vollständige Abschnürung der bläschenförmigen Anlage von der Innenzone, und sie nimmt an Größe zu.

Mit dem Wachsthum tritt nun auch ein deutlicher Unterschied in Bezug auf die Höhe auf zwischen demjenigen Wandtheile des Bläschens, welcher dem Nierengangaste zugekehrt ist, und demjenigen, welcher sich von diesem abkehrt. Die Zellen der ersteren Partie nehmen an Höhe zu, diejenigen der letzteren werden dagegen niedriger (vgl. Fig. 116). Ihre größte Höhe weist die Bläschenwand hier

in ihrer oberen rechten, dem Nierengangaste direkt anliegenden Partie auf, und dieser Partie entsprechend erscheint die Wand des Nierengangastes leicht eingewölbt.

In der folgenden Zeit findet nun eine starke Wucherung der Zellen in der Mitte der vom Nierengangaste abgekehrten Wand statt. Diese Wucherung fängt an der Stelle an, wo die hohen Zellen in die niedrigen übergehen. Die verdickte Partie wächst nun, so wie es oben für den Menschen beschrieben wurde, ins Lumen hinein und dehnt sich halbmondförmig nach beiden Seiten hin aus. In der wuchernden Zellmasse erkennt man bald zwei Zellreihen, welche ihre Basalflächen gegen einander kehren. Nach außen zu weist gewöhnlich die verdickte Wandpartie eine ebene Fläche auf, seltener, jedoch häufiger als beim Menschen, bemerkt man aber ihrer Mitte entsprechend eine grubenförmige Vertiefung der Wand. Durch das Auseinanderweichen der beiden Zellschichten entsteht auch hier die Spalte für den Glomerulus. Gleichzeitig hiermit wächst die der Wand des Nierengangastes anliegende Bläschenpartie in die Länge und drückt sich mit ihrem Endstücke in die Wand des letzteren ein. Wir bekommen in dieser Weise eine S-förmige Harnkanälchenanlage wie die in Fig. 117 wiedergegebene, welche mit der in Fig. 109 vom Menschen gezeichneten in ihrem Baue sehr übereinstimmt.

Bald erfolgt jetzt die Verlöthung der Kanälchenwand mit dem Nierengangaste, und die Kommunikation zwischen den beiden Lumina entsteht in ähnlicher Weise, wie für den Menschen beschrieben, durch das Auseinanderweichen der verschmolzenen Wände.

Indem nun der cylindrische Theil des Kanälchens sich stark verlängert und dabei schlängelt, während der Endtheil noch mehr schalenförmig sich verbreitert, entsteht ein Harnkanälchen wie dasjenige, welches in Fig. 115 dargestellt ist, und an dem wir, ganz so wie es auch mit dem in Fig. 114 vom Menschen wiedergegebenen Kanälchen der Fall war, schon sämmtliche Hauptabschnitte des fertigen Harnkanälchens zu erkennen vermögen.

Zusammenfassung der bei den Säugethieren gewonnenen Resultate.

Wir fangen den Rückblick auf die Nierenentwicklung der Säugethiere mit einer Rekapitulation der Befunde beim Kaninchen an.

Bei den jüngeren Embryonen wird in der mittleren Partie derselben das dorsale segmentirte Mesoderm, die Urwirbel, mit dem unsegmentirten ventralen, den Seitenplatten, durch die Mittelplatte verbunden. Diese letztere besteht wie bei den Sauropsiden aus zwei

Blättern, einem, welches die laterale Urwirbellamelle mit der parietalen Seitenplatte verbindet, und einem, welches in ähnlicher Weise die medio-ventrale Urwirbellamelle mit der visceralen Seitenplatte in Zusammenhang bringt. Die Zellen dieser zwei Blätter sehen ursprünglich denjenigen der Urwirbellamellen ähnlich, und wie die letzteren ihre freien Pole nach dem Urwirbelkerne zu wenden, so sind die ersteren mit ihren freien Polen gegen die Mitte der Mittelplatte gekehrt. Die Zellen der beiden Blätter liegen einander mit ihren freien Polen unmittelbar an, es existirt keine Spalte zwischen den beiden Blättern. Lateral von der Mittelplatte verläuft der WOLFF'sche Gang, medial liegt ihr die primitive Aorta an.

Das weitere Schicksal der Mittelplatte ist nun, kurz dargestellt, Folgendes: Diejenigen ihrer Zellen, welche dem Urwirbel am nächsten liegen, rücken aus einander, verlieren ihre Anordnung in parallelen Reihen und werden jungen Bindegewebszellen ähnlich. Im Gegensatz hierzu bewahren die Zellen der ventralen Partie ihr epitheliales Aussehen und verlieren den Zusammenhang mit dem Cölomepithel. Wir nennen diese Partie der Mittelplatte das nephrogene Gewebe. Bald ordnen sich nun hier die Zellen zu soliden Kugeln an, den Anlagen der Urnierenkanälchen. Gewöhnlich entstehen in jedem Segmente drei bis vier Kanälchenanlagen, welche in einer Reihe neben einander liegen. Die Anfangs mit einander zusammenhängenden soliden Zellkugeln trennen sich nun von einander, bekommen ein Lumen, nehmen an Größe zu und senden gegen den WOLFF'schen Gang einen Fortsatz. Durch die Verdickung und eigenthümliche Wucherungsweise der medialen Wand dieses Bläschens entsteht ein **S**-förmiges Kanälchen, dessen Lumen mit demjenigen des WOLFF-schen Ganges durch Verlöthung der einander anliegenden Wandpartien und sekundären Durchbruch früher oder später in Verbindung tritt.

Der bindegewebige Theil der Urniere nimmt aus der dorsalen Partie der Mittelplatte seinen Ursprung.

Aus dem nephrogenen Gewebe gehen aber nicht bis zur Einmündungsstelle des WOLFF'schen Ganges in die Kloake Urnierenkanälchen hervor. Die unmittelbar proximalwärts von dieser Einmündungsstelle gelegenen Segmente weisen ein bedeutend komplicirteres Verhalten auf, als die weiter cranialwärts gelegenen. Mit diesen ersteren wollen wir uns jetzt beschäftigen.

Meistens fand ich die Einmündung des WOLFF'schen Ganges in die Kloake im 31. Segmente, bald im Endtheile, bald in der Mitte und bald in der proximalen Hälfte desselben. In einem Falle befand

sich dieselbe im 32. Segmente, in zwei Fällen im 30. Segmente. (Diese drei Embryonen haben oben keine specielle Erwähnung gefunden.) Wir sehen also, dass die Einmündungsstelle etwas wechselnd in ihrer Lage sein kann[1].

Bis zu der distalen Grenze des 29. Segmentes (eine Einmündung des Wolff'schen Ganges in die Kloake im 31. Segmente vorausgesetzt) entwickeln sich nun bei allen von mir untersuchten jüngeren Embryonen regelmäßig aus dem nephrogenen Gewebe Urnierenkanälchen, die dicht neben einander gelegen sind. Im 30. Segmente wechseln die Verhältnisse mehr ab. Bei allen jüngeren Embryonen meines Materials fand ich auch in diesem Segmente Bildungen, welche ohne jeden Zweifel als Urnierenkanälchenanlagen zu deuten sind. Die Zahl derselben ist eine wechselnde bei den einzelnen Embryonen und nicht immer die gleiche auf beiden Seiten eines Embryo. Diese Anlagen sind öfters kleiner als die der vorderen Segmente und oft recht undeutlich von dem übrigen nephrogenen Gewebe getrennt. Häufiger kommen diese Kanälchenanlagen in der cranialen Hälfte als in der caudalen des 30. Segmentes vor. Im 31. Segmente (überhaupt in demjenigen Segmente, in welchem der Wolff'sche Gang in die Kloake einmündet) kommen nie Urnierenkanälchenanlagen vor. Das nephrogene Gewebe begegnet uns in diesem Segmente wie meistens auch in der distalen Hälfte des 30. Segmentes, als ein an der medialen Wand des Wolff'schen Ganges gelegener Zellstrang, welcher die caudale Fortsetzung der Urnierenkanälchenanlagen bildet (vgl. Fig. 89). Diejenigen Zellen dieses Stranges, welche dem Wolff'schen Gange am nächsten sich befinden, liegen dichter beisammen als die peripherischen, die dem umliegenden embryonalen Bindegewebe ähnlich sehen.

Als eine hohle, von einem einschichtigen Epithel ausgekleidete Ausstülpung der medio-dorsalen Wand des Wolff'schen Ganges entsteht nun im 31. Segmente nicht weit von der Einmündungsstelle des letzteren in die Kloake der Nierengang, welcher in das nephrogene Gewebe hineinwächst. Das letztere umgiebt die Wand des

---

[1] Da die Schnittrichtung durch die stark gekrümmten jüngeren Embryonen während des Schneidens oft drei- bis viermal geändert werden musste, war das Zählen der Urwirbel keine ganz leichte Arbeit; andererseits ist das Zählen bei den älteren Embryonen, wo die am meisten proximalwärts gelegenen Urwirbel zum größten Theil aufgelöst sind, auch nicht immer einfach. Es ist darum möglich, dass einige dieser Zahlangaben nicht ganz korrekt sind. Größere Fehler können jedoch nicht vorliegen, da sämmtliche Zählungen wenigstens zweimal auf beiden Seiten des Embryo ausgeführt wurden.

halbkugelförmigen Nierenganges ganz so, wie es früher an derselben Stelle die entsprechende Partie des WOLFF'schen Ganges umgeben hat. Durch das Wachsthum des Nierenganges in dorsaler Richtung wird nun das früher dem WOLFF'schen Gange direkt anliegende nephrogene Gewebe von demselben entfernt und bekommt jetzt eine zu diesem dorsale und mediale Lage.

Der Nierengang nimmt in der nächstfolgenden Zeit an Länge zu und bekommt eine immer mehr gerade dorsale Richtung, sein Endtheil erweitert sich und bildet das primäre Nierenbecken, welches sich von dem stielförmigen Theile, der das letztere mit dem WOLFF'schen Gange verbindet — dem Ureter oder Harnleiter — immer deutlicher absetzt.

Gleichzeitig sondert sich aus dem früher zu einem gleichartigen Strange zusammenhängenden nephrogenen Gewebe (vgl. Textfig. 15) die das primäre Nierenbecken umgebende Partie von der übrigen ab (vgl. Textfig. 16), indem ihre Zellen sich dicht zusammendrängen und einen epithelialen Charakter annehmen. Diese Partie stellt mit der sie nach außen umgebenden, lockereren Partie des nephrogenen Gewebes das metanephrogene Gewebe dar, und zwar bildet die erste Partie die Innenzone, die letztere die Außenzone dieses Gewebes. Während die Innenzone des metanephrogenen Gewebes nach allen Seiten gegen das übrige nephrogene Gewebe deutlich abgegrenzt ist, setzt sich die Außenzone ohne scharfe Grenzen in den proximalen Theil jenes Gewebes fort (vgl. Textfig. 16).

Die früher im 30. Segmente bei den jüngeren Embryonen gebildeten Urnierenkanälchenanlagen entwickeln sich in der folgenden Zeit nicht weiter, bleiben aber eine Zeit lang auf ihrer früheren Entwicklungsstufe stehen und bilden sich dann zurück. Ihre Grenzen werden bei den älteren Embryonen immer undeutlicher, ihre Form immer unbestimmter. Sowohl in den Zellen dieser Bildungen, wie auch sonst in den Zellen des nephrogenen Gewebes im 30. Segmente treten kleine Körnchen auf. Die Zahl dieser Körnchen nimmt mit dem Wachsthum des Embryo zu; gleichzeitig wird derjenige Theil des nephrogenen Gewebes, welcher sich zwischen dem letzten Urnierenkanälchen, das mit dem WOLFF'schen Gange in Verbindung tritt und sich gewöhnlich irgendwo im 29. Segmente findet, und der proximalen Grenze der Innenzone des metanephrogenen Gewebes befindet, immer dünner, bis er zuletzt nicht mehr nachzuweisen ist, und ein gewöhnliches, aus spindelförmigen Zellen bestehendes, gefäßreiches embryonales Bindegewebe seine Stelle eingenommen hat.

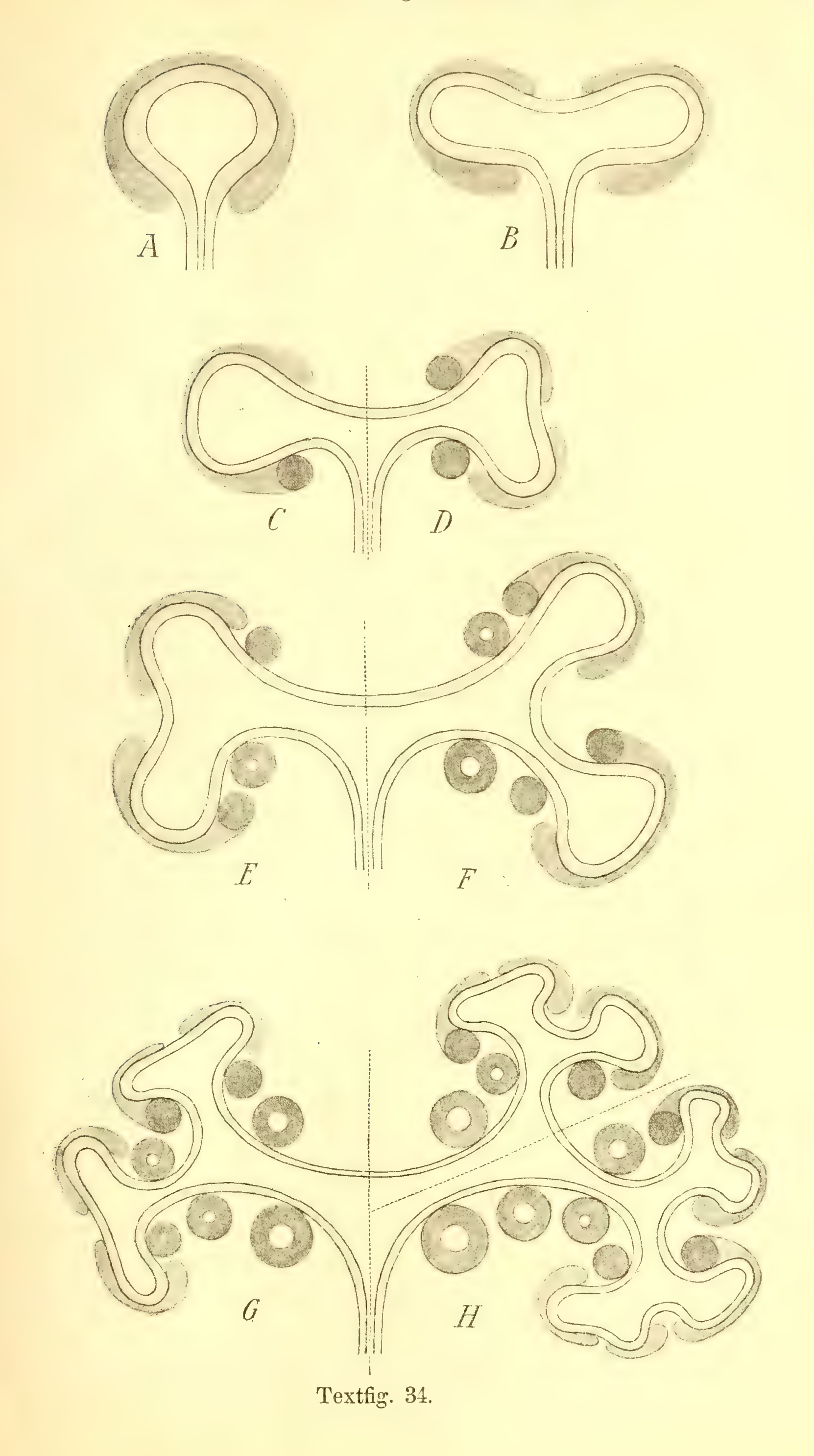
Ursprünglich gehört also die Nierenanlage dem 31. Segmente an und ist direkt distalwärts von der Urniere, medial von der Vena cardinalis gelegen. Diese Lage verändert sich mit dem Wachsthum des Embryo, indem die Nierenanlage in proximaler Richtung emporwächst. Folgende Zahlen geben einen Überblick über die Lageveränderungen bei den jüngeren Embryonen:

Stadium	Lage des proximalen Endtheiles des primären Nierenbeckens.
X	Nahe der Grenze zwischen dem 31. und 30. Segmente.
XI	An der Grenze zwischen dem 31. und 30. Segmente.
XII	Im caudalen Theile des 30. Segmentes.
XIII	In der Mitte des 30. Segmentes.
XIV	Im caudalen Theile des 29. Segmentes.
XV	Im cranialen Theile des 29. Segmentes.
XVI	Im 28. Segmente, der caudalen Grenze desselben sehr nahe.
XVII	In der Mitte des 28. Segmentes.

Ein Blick auf die Textfig. 15—20 wird diese Verhältnisse gleich klar machen.

Indem nun das primäre Nierenbecken proximalwärts emporrückt, dreht es sich mit seiner dorsalen Wand nach außen, so dass die Abgangsstelle des Ureters mehr nach innen zu liegen kommt. Bald darauf wachsen von dem primären Nierenbecken mehrere Paare von Seitenästen aus — die Nierengangäste. Das Verhalten eines Paares dieser Äste, und zwar desjenigen, welches seiner Lage nach der Abgangsstelle des Ureters entspricht, sammt der Umbildung der die Äste umgebenden Partie der Innenzone des metanephrogenen Gewebes, habe ich durch eine Reihe schematischer Querschnittzeichnungen in Textfig. 34 darzustellen versucht. Es muss hervorgehoben werden, dass man in der That nie an einem Querschnitte, wie es hier dargestellt ist, die beiden Nierengangäste eines Paares in ihrem ganzen Verlauf in der Mitte durchschnitten findet; wie schon früher erwähnt, gehen sie nicht genau von derselben Stelle aus und biegen sich bald nach verschiedenen Richtungen.

Wir sehen in Textfig. 34 *A* einen Querschnitt durch die Mitte des primären Nierenbeckens. Seine Wand wird von dem zusammenhängenden Mantel der Innenzone des metanephrogenen Gewebes bekleidet. In *B* ist der Abgang der zwei Nierengangäste vom primären Becken wiedergegeben. Diese haben den Zellmantel des Beckens zertheilt, und jeder der zwei Äste wächst mit einem kleineren Mantel, der sich zu demselben verhält wie früher zu dem ungetheilten Becken nach der Peripherie (vgl. *C*). Aus dem ventralen Theile der Innenzone geht nun eine Harnkanälchenanlage hervor,



Textfig. 34.

die sich von dem übrigen Theile derselben ganz trennt (*D*)[1]. Einige Zeit später geht eine neue Anlage aus der entsprechenden dorsal gelegenen Partie der Innenzone hervor, während der Nierengangast sich dichotomisch theilt; und so schreitet die weitere Theilung der Nierengangäste immer fort, während sich neue Harnkanälchenanlagen aus der Innenzone bilden[2]. Diese Verhältnisse werden, wie ich hoffe, ohne jede weitere Erklärung aus der Textfigur 34 verständlich sein.

Die Kanälchen der Säugethierniere sind also wie jene der Niere der Sauropsiden zweierlei Ursprungs. Die einen stammen aus dem Nierengange, der Ausstülpung des Mesonephrosganges, die anderen gehen aus der Innenzone des metanephrogenen Gewebes hervor. Und zwar entsteht aus dem Nierengange das ableitende und sammelnde Kanalsystem der Niere von der Einmündungsstelle des Ureters in die Blase an, bis zur Einmündung der Schaltstücke in die Sammelröhrchen. Aus der Innenzone aber geht der harnsecernirende Theil des Kanalsystems hervor, von der Einmündung der Schaltstücke in die Sammelröhrchen bis zu den Glomeruluskapseln. Nur an der Bildung eines sehr geringen Theiles der Verbindungsstücke nehmen die Sammelröhrchen vielleicht Theil.

Das interstitielle Gewebe der Niere entsteht aus der Außenzone des metanephrogenen Gewebes. Ob die Kapsel aus jener allein ihren Ursprung nimmt, oder ob derselben auch aus dem umliegenden Mesodermgewebe, welches durch das Wachsthum der Nierenanlage komprimirt wird, Bildungsmaterial zugeführt wird, ist wegen der unscharfen Grenzen der Außenzone gegen dieses Gewebe nicht sicher zu entscheiden.

Obwohl diejenigen Beobachtungen, welche ich über die frühere Entwicklung der Nachniere beim Menschen und Schweine zu bringen vermochte, nur dürftig sind, und hier noch viele Lücken in unseren Kenntnissen auszufüllen sind, so glaube ich doch, dass wir schon nach dem, was oben hierüber angeführt wurde, auch für diese Repräsentanten der Säugethierklasse eine Entstehungsweise des metanephrogenen Gewebes, welche mit der für das Kaninchen oben be-

---

[1] Die Bildung der ersten Harnkanälchenanlage tritt nicht immer schon jetzt auf. Die Zellen der Innenzone können sich bis zur nächsten Theilung des Nierengangastes ganz passiv verhalten, wie vor der Theilung des Beckens.

[2] Auf die Verlöthung der Harnkanälchen mit den Nierengangästen ist in der Zeichnung nicht Rücksicht genommen.

schriebenen zusammenfällt, anzunehmen berechtigt sind. Was speciell den Menschen betrifft, so finde ich diese Annahme durch die Befunde bei den beiden jüngsten Embryonen, von denen oben berichtet wurde, gerechtfertigt. Was andererseits das Schwein betrifft, so fehlen mir zwar hier die ganz jungen Stadien, welche vor dem Auftreten des Nierenganges gelegen sind, und ich stütze meine Annahme darauf, dass dasjenige Gewebe, welches sich dem Nierengange gegenüber wie das metanephrogene Gewebe beim Kaninchen und Menschen verhält, proximalwärts auch hier seine direkte Fortsetzung in den distalen Urnierenkanälchen findet.

Obwohl nun beim Kaninchen, Menschen und Schweine das nephrogene Gewebe im Princip überall die gleichen Verhältnisse darbietet, und bei allen aus demselben die entsprechenden Elemente der Niere hervorgehen, so treffen wir jedoch gleichzeitig auf specifische Differenzen bei den drei Arten, Differenzen, die jedenfalls so groß sind, dass derjenige, der sich mit diesem Gegenstande beschäftigt hat, niemals einen Schnitt durch eine Nierenanlage eines Kaninchens mit einem solchen durch die Nierenanlage eines Schweines verwechseln wird. Die Differenzen treten schon an ganz kleinen Stücken solcher Nierenanlagen deutlich hervor. Sowohl die Epithelien wie das Bindegewebe besitzen bei jeder dieser Arten ihren eigenen Charakter, ganz so wie es auch mit dem Huhne und der Ente der Fall ist — »jede Art hat ihre specifischen Organe«, wie Rabl sagt (XL, 1900, p. 283).

Wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, und wie auch aus den Zeichnungen hervorgeht, bildet die Innenzone des metanephrogenen Gewebes beim Kaninchen und Menschen einen dichten Mantel um das primäre Nierenbecken, welcher scharfe Grenzen gegen die Außenzone aufweist. Diese Abgrenzung der Innenzone tritt beim Schweine, besonders bei den jüngeren Embryonen, aber auch bei den älteren, viel weniger deutlich hervor. Ohne hier auf histologische Details einzugehen, was uns zu weit führen würde, mache ich nur auf die verschiedene Form der jungen Harnkanälchenanlagen aufmerksam; beim Kaninchen sind diese meistens dreieckig (vgl. Fig. 95), beim Menschen eiförmig (vgl. Fig. 102, 105), beim Schweine dagegen gewöhnlich kurz und breit (vgl. Fig. 115, 116); ein Formunterschied, welcher auch für die Art der späteren Entwicklung wichtig ist.

Noch viel mehr als die Harnkanälchenanlagen unterscheiden sich jedoch die primären Nierenbecken von einander. So sehen wir z. B.

beim Kaninchen das ursprünglich rundlich ovale primäre Nierenbecken sich später in dorso-ventraler Richtung abflachen und aus seinen beiden Seitenkanten die Nierengangäste paarweise abgehen. Beim Schweine dagegen findet eine Abflachung des Beckens in mediolateraler Richtung statt, dasselbe wächst bald stark in die Länge, und die Nierengangäste sprossen in radiärer Richtung hervor. Diese Äste und die aus ihnen hervorgehenden Nebenäste mit den sich den letzteren anschließenden Harnkanälchen werden durch Bindegewebe von einander bald getrennt. Schon sehr früh sehen wir also in der Nierenanlage des Schweines die längliche, gelappte Form der entwickelten Niere angedeutet.

Wie aus der Beschreibung der Entwicklungsweise der Harnkanälchen der Nachniere bei den Säugern hervorgeht, stimmt dieselbe mit derjenigen der Urnierenkanälchen genau überein, ganz so wie wir es früher bei den Reptilien und Vögeln fanden. Wir haben weiter gesehen, dass bei allen diesen drei Klassen sowohl die jungen Urnieren- wie Nachnierenkanälchen ganz denselben principiellen Bau aufweisen.

Vergleichen wir nun die Entstehungsweise der Urnieren- und Nachnierenkanälchen der Sauropsiden einerseits mit der Entstehungsweise derselben bei Säugethieren andererseits, so stoßen wir auf einen interessanten Unterschied. Während nämlich die Spalte für den Glomerulus bei den ersteren durch eine einfache Einstülpung der Wand der bläschenförmigen Anlage entsteht, so sehen wir dieselbe bei den letzteren durch eine solide Wucherung der entsprechenden Wand hervorgehen.

Dieser Unterschied bildet ein neues Beispiel davon, wie im Laufe der Entwicklung an die Stelle einer ursprünglichen Einstülpung eine solide Wucherung treten kann, vgl. die Entwicklung der Linse bei Selachiern, die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier und Petromyzonten, die Bildung der Gastrula bei den höheren Reptilien und bei Vögeln, die Entstehungsweise vieler Drüsen etc.

Wie wir nun auch Drüsen vorfinden, welche durch eine mit Einstülpung kombinirte solide Wucherung entstehen, so treffen wir bei den Säugethieren nicht selten sowohl Urnieren- wie Nachnierenkanälchenanlagen, an welchen wir an derjenigen Stelle, wo die Wucherung vor sich geht, gleichzeitig auch eine kleine Einbuchtung der Wand vorfinden.

Ein anderer Unterschied, welcher zwischen der Entwicklungs-

weise der Urnieren- und Nachnierenkanälchen der Sauropsiden einerseits und der der Säuger andererseits besteht, ist in dem Verhalten der Kanälchenanlagen zu dem nephrogenen Gewebe gelegen. Während nämlich bei den ersteren ein bestimmter Theil der Wand der Kanälchenanlagen lange Zeit noch mit dem nephrogenen Gewebe im Zusammenhang bleibt und wahrscheinlich von jenem Zellmaterial während seines weiteren Wachsthums aufnimmt, findet die vollständige Trennung der Kanälchenanlage von dem nephrogenen Gewebe sehr früh bei den Säugern statt. Bei den letzteren wie bei den ersteren finden wir, dass derjenige Theil des Kanälchens, welcher zuerst angelegt wird, die Glomeruluskapsel darstellt, und dass alle anderen Theile erst später aus dieser hervorgehen.

Während aus dem nephrogenen Gewebe der proximalen Segmente bei den Säugern nur die Urnierenkanälchen selbst hervorgehen, entstehen, wie wir gesehen haben, aus dem nephrogenen Gewebe der hintersten Segmente sowohl die Harnkanälchen wie das interstitielle Gewebe der Nachniere. Dieses Verhältnis, welches mit demjenigen, das wir früher bei den Vögeln vorfanden, übereinstimmt, findet auch hier seine Erklärung darin, dass in die Bildung des nephrogenen Gewebes der hinteren Segmente auch die mehr dorsal gelegenen Zellen der Mittelplatte, welche proximalwärts das Bindegewebe der Urniere liefern, einbezogen werden, und zwar in der Weise, dass dieselben von oben sich über die ventralen ausbreiten, sich vermehren und sich koncentrisch um die centralen, dichter gedrängten, dem WOLFF'schen Gange anliegenden Zellen ordnen. Die Grenze zwischen diesen beiden Partien tritt erst später auf, indem aus den centralen Zellen die Innenzone, aus den peripherischen die Außenzone des metanephrogenen Gewebes hervorgeht. Wir sehen also, dass nur die Innenzone des metanephrogenen Gewebes mit demjenigen Gewebe zu vergleichen ist, aus welchem die Urnierenkanälchen sich bilden, während die Außenzone des metanephrogenen Gewebes hier wie bei den Vögeln demjenigen Gewebe homodynam ist, welches das Bindegewebe der Urniere liefert.

Auffallend ist der Unterschied in dem Verhalten der Außenzone des metanephrogenen Gewebes während des Wachsthums des Nierenganges bei Vögeln und bei Säugern. Während bei den ersteren die Außenzone sehr früh in der Entwicklung der Nachniere sich weit in proximaler Richtung als ein Strang dichteren Gewebes dorsal von der Urniere nachweisen lässt, und der Nierengang mit seiner

Innenzone in diesen Strang emporwächst, ist das Verhalten beim Kaninchen hiervon ein verschiedenes. Sobald derjenige Theil des nephrogenen Gewebes, welcher proximal von dem Nierengange und seiner Innenzone gelegen ist, und von welchem die Außenzone des metanephrogenen Gewebes sich nicht abgrenzen lässt, degenerirt ist, sieht man die Außenzone als einen nach allen Richtungen ungefähr gleich dicken Mantel das primäre Nierenbecken und die Innenzone umgeben (vgl. Texfig. 19) und später gleichzeitig mit diesen proximalwärts aufrücken.

Dieser Unterschied in dem Verhalten der Außenzone bei den Vögeln und bei den Säugern hängt offenbar mit der ganz verschiedenen Form und Verästelungsweise des Nierenganges dieser beiden Klassen zusammen.

Das Fehlen einer scharfen Begrenzung der Außenzone des metanephrogenen Gewebes von dem proximalwärts von ihr gelegenen Theile des nephrogenen Zellstranges beruht wahrscheinlich darauf, dass der letztere auch Zellelemente enthält, welche denjenigen, welche die Außenzone bilden, homodynam sind. Vielleicht werden diese Zellen in die Außenzone aufgenommen, indem das primäre Nierenbecken proximalwärts rückt, während nur diejenigen, welche epitheliale Natur besitzen und denjenigen homodynam sind, aus welchen proximalwärts die Urnierenkanälchen, distalwärts die Innenzone des metanephrogenen Gewebes hervorgehen, degeneriren. Dass jedenfalls beim Schweine, wo eben das primäre Nierenbecken Anfangs stark in die Länge wächst, die Außenzone auch Zellmaterial aus diesem Strange aufnimmt, halte ich nach meinen Untersuchungen für sehr wahrscheinlich[1]. Wir hätten in einem solchen Falle ein Verhalten vor uns, welches an dasjenige bei Vögeln erinnerte und sich nur quantitativ von jenem unterschiede.

Frühere Arbeiten über die Entwicklung der Nachniere der Säugethiere.

An unsere eigenen Befunde über die Entwicklung der Säugethierniere wollen wir nun eben so wie bei den Reptilien nnd Vögeln eine genauere Besprechung der wichtigeren Vorarbeiten anknüpfen.

Was die älteste Litteratur hierüber betrifft, so soll hier nur auf

[1] Präcise und sichere Detailangaben über die Entstehung und das Wachsthum der Außenzone zu liefern gehört wegen der unscharfen Grenzen derselben gewiss zu den schwierigsten Aufgaben, welche dem Untersucher der Nierenentwicklung begegnen.

das schon in der Einleitung Angeführte zurückgewiesen werden, dessgleichen auch auf die genauere Besprechung derselben, welche sich in RIEDE's Dissertation (L, 1887, p. 1—20) findet.

Wie aus dem früher gegebenen Referate der KUPFFER'schen Arbeit über die Nierenentwicklung des Schafes (XXXI, 1865) hervorgeht, hat ohne Zweifel dieser Untersucher die Innen- und Außenzone des metanephrogenen Gewebes gesehen. Unerklärlich ist es dann aber, wie KUPFFER die Entstehung der Harnkanälchen der Nachniere aus der Außenzone beschreiben und der Innenzone nur eine Betheiligung an der Verästelung des Nierenganges zuschreiben konnte.

In den nächstfolgenden Jahren wurden die KUPFFER'schen Angaben über die isolirte Entstehung der Harnkanälchen von GEGENBAUR (XIII, 1870) und WALDEYER (LIX, 1870) bestritten. Nur der Letztere scheint aber, so weit ich es verstehe, die Vorgänge selbst untersucht zu haben. Er schließt sich der REMAK-KÖLLIKER'schen Einheitslehre an und meint, dass die Ausbildung der »Nierendrüse« aus dem ursprünglichen Nierengange durch Hohlsprossenbildung vor sich gehe, so wie nach seinen Untersuchungen die Urnierenkanälchen aus dem WOLFF'schen Gange hervorgehen (p. 132).

Einen eifrigen Anhänger fand die Einheitslehre in TOLDT (LVII, 1874).

Die Entwicklung der MALPIGHI'schen Körperchen lässt sich nach TOLDT am besten in folgender Weise versinnlichen: »Man nehme eine Kautschukröhre, deren eines Ende in eine kugelige Blase übergeht. Diese letztere drücke man von der Seite her so ein, dass die Wände der Blase in Berührung kommen. Das äußere Blatt der so gebildeten Kugelschale ist die in Bildung begriffene BOWMAN'sche Kapsel, das innere Blatt liegt dem Glomerulus an, welcher in dem von der doppelblättrigen Schale umgebenen Raum zur Entwicklung kommt« (p. 135).

Es gelang TOLDT nicht nur »das direkte Hervorgehen der BOWMAN'schen Kapsel aus dem Ende eines Harnkanälchens sicherzustellen, sondern auch die mit dem Wachsthum derselben gleichzeitig vorschreitende Bildung des Glomerulus aus dem umliegenden Blutgefäßnetze hervorgehen zu sehen« (p. 136).

TOLDT hat für seine Untersuchungen wesentlich Isolationspräparate verwendet, eine Methode, welche für ein genaueres Studium der *ersten* Entwicklungsstadien der Harnkanälchen kaum sehr geeignet ist. TOLDT hat darum wahrscheinlich die früheren Stadien in der Entwicklung der Harnkanälchen übersehen. Was er in seiner

Fig. 4 als »zwei Pseudoglomeruli[1] in ihrem ersten Entstehen« abbildet, ist nämlich ein Stadium, in welchem die Harnkanälchenanlage schon lange in offener Kommunikation mit dem Nierengangaste steht. Wenn TOLDT dieses als das Anfangsstadium in der Entwicklung der Harnkanälchen betrachtet, ist es leicht erklärlich, wie er eine Entstehung der Harnkanälchen aus den Nierengangästen annehmen musste.

PYE (XXXIX, 1875) untersuchte einen vier Monate alten menschlichen Embryo. Durch seine Darstellung, in welcher er TOLDT ganz folgt, hofft er zu zeigen, dass die KUPFFER'sche Auffassung nur auf falsch gedeuteten Schrägschnitten beruhte.

In den folgenden Jahren schlossen sich noch FREY (XI, 1876), KALLAY (XXVI, 1885) und JANOSIK (XXV, 1885) TOLDT an, ohne selbst etwas Neues zu bringen.

Ihre eifrigsten Vorkämpfer und Anhänger haben die Meinungen von TOLDT in neuerer Zeit in NAGEL, MINOT, SCHULTZE und GERHARDT gefunden. Da wir außer TOLDT diese vier Forscher als die wichtigsten Gegner der von uns getheilten Auffassung anzusehen haben, müssen wir im Folgenden die Einwendungen, welche von diesen Untersuchern gegen die isolirte Entstehung der Harnkanälchen geäußert wurden, etwas genauer betrachten.

Nach NAGEL (XXXVII, 1889) zeigt eine Durchmusterung von Reihenschnitten »auf das deutlichste«, dass jede Ausbuchtung, jedes Harnkanälchen also, von seinem äußersten soliden Ende an, in ununterbrochener Verbindung mit dem Nierenbecken steht. Diese ununterbrochene Verbindung zwischen Harnkanälchen und Nierenbecken hat der Verf. auf allen den von ihm untersuchten Entwicklungstufen des menschlichen Embryo nachgewiesen, auf keiner Entwicklungsstufe eine Andeutung von einer isolirten Entstehung der epithelialen Elemente der Niere (p. 363). Die Beobachtungen an menschlichen Embryonen hat NAGEL auch an Schweinsembryonen bestätigt gefunden. »Die Harnkanälchen entwickeln sich also aus sich selbst heraus, das heißt: durch Verlängerung und Sprossenbildungen der schon vorhandenen« (p. 365). Eine andere Deutung als die von ihm selbst getheilte kann seiner Ansicht nach nur durch eine ungenaue Beobachtung möglich sein.

Nach seinen Untersuchungen geht die Bildung der Glomerulus-

[1] Der Name »Pseudoglomerulus«, welchen man in mehreren Arbeiten über die Nierenentwicklung wiederfindet, bezeichnet nach COLBERG (VII, 1863) die aufgerollten Enden der Nierengangäste (nach ihm die Anlagen der Glomeruluskapseln), an denen man noch kein Gefäß wahrnehmen kann.

kapseln beim Menschen in folgender Weise vor sich: »Die Harnkanälchen, welche niemals ganz gerade (wenigstens nicht auf den von mir beobachteten Entwicklungsstufen) verlaufen, zeigen bei wohlerhaltenen, in FLEMMING'scher Lösung gehärteten Embryonen von 20—25 mm Länge vielfache Biegungen und Knickungen, so dass das Studium derselben sehr erschwert ist und nur durch eine sorgfältige Durchmusterung von Reihenschnitten zu ermöglichen; es ist aber unzweifelhaft, dass auch auf dieser Entwicklungsstufe alle vorhandenen Kanälchen mit dem Nierenbecken in ununterbrochener Verbindung stehen. Die von COLBERG als »Pseudoglomeruli« bezeichneten Gebilde, welche wohl nur als gleichwerthig mit den eben erwähnten Knickungen der Harnkanälchen aufzufassen sind, findet man auf dieser Entwicklungsstufe zahlreich vertreten, echte Glomeruli, unverkennbare MALPIGHI'sche Körper also[1], habe ich erst bei einem Embryo von 30 mm gesehen. Ich will aber nicht in Abrede stellen, dass die erste Anlage der MALPIGHI'schen Körperchen möglicherweise auf eine noch frühere Entwicklungstufe zu verlegen ist; ich fand nämlich in der Nierenanlage eines Embryo von 13 mm Länge an einzelnen Stellen die eine Wand des Harnkanälchens nach innen gestülpt; in der dadurch entstandenen Bucht war eine stärkere Anhäufung von Bildungszellen zu sehen. Vielleicht hat man es hier mit einer Glomerulusanlage zu thun; ich wage es aber nicht mit Bestimmtheit zu sagen, weil ich bei Embryonen von 18—25 mm Länge keine solche Bilder habe finden können« (p. 371).

Wie mir scheint, steht diese nicht sehr eingehende Beschreibung der Vorgänge in einem gewissen Gegensatz zu der Bestimmtheit und Sicherheit, mit welcher sich der Verf. gleichzeitig ausspricht. Der Zusammenhang aller vorhandenen Kanälchen mit dem Nierenbecken ist »unzweifelhaft«, gleichzeitig muss der Verfasser zugeben, dass er nicht einmal weiß, ob die ihm vorliegenden Bilder als Anlagen der MALPIGHIschen Körperchen zu deuten sind oder nicht. Er spricht von unverkennbaren MALPIGHI'schen Körperchen im Gegensatz zu COLBERG's »Pseudoglomeruli«; dass die ersteren nur die weiteren Entwicklungsstadien der letzteren darstellen, davon erfährt der Leser nichts. Von der ganzen Entwicklung der Harnkanälchen bringt NAGEL zwei Zeichnungen (Fig. 32 und 33). Er »glaubt nicht fehl zu gehen, solche Bilder, die man um diese Zeit vielfach in der Niere trifft, als verschiedene Entwicklungsstufen eines MALPIGHI'schen Körperchens aufzufassen«

[1] Sind für NAGEL Glomerulus und MALPIGHI'sches Körperchen identisch?

(p. 371). Die betreffenden Schrägschnitte gehören, wie es jedem auf diesem Gebiete etwas Orientirten gleich klar sein muss, zwei in ihrer Entwicklung schon weit vorgeschrittenen Harnkanälchen an.

Von allen jüngeren Entwicklungsstufen, die hier die bestimmenden sind, bringt NAGEL keine Zeichnung und keine Beschreibung.

Dass die Nieren bei den jungen Embryonen so weit nach hinten gelegen sind, aber später mehr nach vorn zu vorgefunden werden, beruht nach NAGEL nicht auf einem wirklichen Wachsen der Nierenanlage nach vorn. Er glaubt vielmehr, dass die auffällige Lageveränderung einfach durch das ungleiche Wachsthum der Urniere und der bleibenden Niere zu erklären ist. Die Urniere bildet sich zurück, während die bleibende Niere, der embryonalen Rückenwand fest anhaftend, sich ständig vergrößert (p. 366—367).

Dass NAGEL's Auffassung auch hier eine irrige ist, geht aus dem Verhalten der Nierenanlage zu den Urwirbeln, wie oben angeführt, klar hervor. Das Emporsteigen der Nierenanlagen war übrigens schon im Jahre 1888 durch HOCHSTETTER's Untersuchungen (XXI) bewiesen.

Nicht weniger bestimmt und sicher als NAGEL spricht sich MINOT in seinem Lehrbuche aus (XXXV, 1894): »Meine eigenen Beobachtungen setzen mich in Stand, mit Zuversicht zu bestätigen, dass die Kanälchen durch Ausstülpungen des Ureter entstehen, und dass beim Menschen die Tubuli contorti und MALPIGHI'schen Körperchen aus Ästen der Sammelröhren hervorgehen. Die Thatsachen sind so klar, dass es heut zu Tage unverständlich ist, wie man an der Anschauung festhalten konnte, dass die Tubuli contorti aus dem Blastem hervorgehen und nicht durch Verzweigungen der Sammelröhren entstehen« (p. 526). Die Autoren, welche von einer anderen Meinung sind, »ließen sich stark durch theoretische Rücksichten beeinflussen«.

Nach MINOT ist das Ende der Debatte wenigstens für Säugethiere durch die Arbeit von GOLGI [1] herbeigeführt. Die BRAUN'schen Stränge sind lediglich für eine Mesenchymverdichtung der Nierenanlage zu erklären. »Da es positiv nachgewiesen ist, dass die Tubuli contorti aus den Sammelröhren hervorgehen«, so muss die SEDGWICK'sche Auffassung aufgegeben werden (p. 524). Die Bildung der MALPIGHIschen Körperchen geht in der von TOLDT beschriebenen Weise vor sich aus den blinden Enden der Nierengangäste. Die Kapsel der Nierenanlage, die sich sehr früh bildet, scheint die gerade Wachs-

[1] Leider war mir die Arbeit von GOLGI, in welcher auch die Entstehung der Harnkanälchen aus den Nierengangästen behauptet wird, nicht zugänglich.

thumsrichtung der Kanälchen zu verhindern und die Enden derselben zu zwingen, sich aufzurollen: »so giebt die Kapsel durch einfache mechanische Bedingung den Anlass zur Bildung des MALPIGHI'schen Körperchens« (p. 520—521).

In Fig. 274 (p. 520) bildet MINOT ein gestrecktes Sammelröhrchen ab, »welches auf die Kapsel zuläuft und hier in die Anlage des Tubulus contortus und des MALPIGHI'schen Körperchens umbiegt«. Es ist dieses das einzige jüngere Stadium in der Entwicklung der Harnkanälchen, welches der Verfasser als Beweis seiner Darstellung beifügt. Diese Harnkanälchenanlage stimmt nun in ihrer Form und in ihrem Verhalten ganz mit der in meiner Fig. 104, rechts, wiedergegebenen überein. Ein Zusammenhang zwischen der Harnkanälchenanlage, welche ein deutliches Lumen besitzt, und dem Sammelröhrchen besteht eben so wenig an MINOT's Figur wie an meiner. Die Grenze zwischen beiden ist ganz deutlich. Peripherwärts von dieser Anlage, zwischen dem erweiterten Endstücke des Sammelröhrchens und der Kapsel bemerkt man an MINOT's Figur eine Zelllage, welche ohne Zweifel die Innenzone des metanephrogenen Gewebes darstellt, und welche auch an meiner Figur deutlich zu sehen ist (Fig. 104 *Inz*).

Die von MINOT beigebrachten Thatsachen lassen sich mit der von uns vertretenen Auffassung leicht in Einklang setzen; sie sind kein Beweis für seine Theorie.

In seinem Lehrbuche schildert SCHULTZE (LIII, 1896) die Entwicklung der Nachniere ganz so wie REMAK, KÖLLIKER und TOLDT.

Alle Harnkanälchen bilden sich als Sprossen des Nierenganges. »An jeder Sprosse nun wird die Endwindung dadurch zum MALPIGHIschen Körperchen, dass sie nach und nach zu einer gekrümmten Platte von der Form einer Kugelschale sich ausbildet und den Theil der zelligen Scheide, der an ihre Konkavität angrenzt und der zugleich mitwuchert und zu einem kugligen Gebilde sich umwandelt, umwächst« (p. 420—421). Über die KUPFFER-SEDGWICK'sche Auffassung der Entwicklungsweise sagt SCHULTZE: »Es scheint mir jedoch diese Auffassung nicht genügend gestützt, und besteht meiner Meinung nach kein Grund, die ältere Anschauung umzustoßen, besonders da diese vornehmlich durch TOLDT begründete Ansicht in neuerer Zeit durch NAGEL für den Menschen bestätigt wurde« (p. 423).

Eben so wenig wie seine Vorgänger bringt SCHULTZE Zeichnungen von den »Kugelschalen«, aus welchen er die MALPIGHI'schen Körperchen hervorgehen lässt. Seine Anführung der NAGEL'schen Arbeit als »Quelle« scheint mir auf eingehende eigene Untersuchungen, die

das ablehnende Urtheil über die Kupffer-Sedgwick'sche Auffassung zu rechtfertigen im Stande wären, kaum zu deuten.

Es muss hier im Zusammenhange mit der Darstellung der Nachnierenentwicklung dieses Verfassers auch erwähnt werden, dass er sich von einem selbständigen Entstehen der Urnierenkanälchen bei den Säugern nicht hat überzeugen können.

Eben in der letzten Zeit ist aus O. Hertwig's Laboratorium eine Arbeit von Gerhardt erschienen (XV, 1901). Der Verfasser fasst seine Ergebnisse in folgenden Sätzen zusammen:

1) »Die bleibende Niere ist ein bei den Amnioten neu auftretendes Organ, das zwar vom Urnierengange, nicht aber von den Urnierenkanälchen seinen Ursprung nimmt.

2) Die Malpighi'schen Körperchen der Niere sind von denen der Urniere räumlich und bezüglich ihrer Entstehungsweise verschieden. Sie entstehen durch Einstülpung des peripheren blinden Endes eines Nierenkanälchens durch einen Gefäßknäuel.

3) Die peripheren Theile der Nierenkanälchen entstehen durch kontinuirliches Wachsthum der Sammelröhren. Es lässt sich nicht nachweisen, dass in der Rinde gebildete Kanäle mit denen des Marks sekundär in Zusammenhang träten.

4) Niere und Urniere sind Organe, die sich nicht in gleichartiger Weise entwickeln« (p. 840—841). Die Arbeit ist von keinen Figuren begleitet.

Untersucht wurden Embryonen der weißen Maus, außerdem vom Hunde, Schweine und Huhne. Später ist von Embryonen von 10 bis 16 Tagen die Rede, aber ob das Hühnchen, Hunde oder Schweine sind, erfährt der Leser nicht. Es geht aus der Beschreibung hervor, dass es sich um Säugethierembryonen handeln muss.

Der Verfasser findet bei einem 13 Tage alten Embryo (Species X) die bleibende Niere mit bereits zahlreich angelegten Kanälchen schon entwickelt, bevor das blinde Ende des Nierenganges auch nur in die Nähe des distalen Urnierenendes vorgedrungen ist. »Hieraus geht hervor, dass sich die Kanälchen der bleibenden Niere — wenigstens bei Säugethieren — in dieser selbst entwickeln und nicht von der Urniere aus hineinsprossen« (p. 835). In diesen Schlüssen können wir dem Verfasser ruhig folgen; wenn der Autor aber hinzufügt: »Es scheint also die bloße Thatsache, dass schon die caudalwärts von der Urniere gelegene Nierenanlage sich differenzirt, dafür zu sprechen, dass wir in der bleibenden Niere ein selbständiges, von

der Urniere unabhängiges Organ zu erblicken haben«, dann scheint mir jede Kritik ganz überflüssig.

Für die GERHARDT'sche Arbeit sehr bezeichnend ist die Weise, in welcher der Verfasser jetzt fortfährt: »Es tritt nun hierdurch die neue Frage auf, ob wir überhaupt theoretisch ein Recht haben, bei der bleibenden Niere eine Homologie der Urniere vorauszusetzen« (p. 835). Wir werden dem Verfasser auf dem hier eingeschlagenen Wege nicht folgen. Die Resultate, zu welchen er auf demselben gelangt, interressiren uns nicht. Eben so wenig wie alle anderen morphologischen Fragen, lässt sich diese durch theoretische Spekulationen lösen.

An Embryonen von 12—16 Tagen ist es dem Verfasser nicht gelungen, getrennte peripherische Kanälchenanlagen nachzuweisen, auch konnte er keine Verlöthungsstellen, die zu erwarten waren, wenn die Harnkanälchen sich getrennt anlegten, auffinden.

Hinsichtlich der Entstehung der MALPIGHI'schen Körperchen schließt sich GERHARDT der alten Ansicht von der Einstülpung der peripherischen Enden der Nierengangäste durch Gefäßknäuel an (p. 838).

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, dass die Harnkanälchenanlage eine S-Form besitzt, schon vorher sich an ihrer Wand Gefäße angelegt haben, und dass nichts weniger richtig sein kann, als die Bildung der Glomeruluskapsel als einen passiven Einstülpungsprocess zu bezeichnen. Wir sehen auch, dass nicht einer der zahlreichen Forscher, die diese Einstülpung beschreiben, im Stande war, den Process durch Zeichnungen von Präparaten zu illustriren.

Der Vollständigkeit wegen sollen noch einige Arbeiten, in welchen die Lehre von der einheitlichen Entstehungsweise der epithelialen Elemente der Niere vertheidigt wird, eine kurze Erwähnung finden.

Nach LÖWE (XXXIV, 1879) »müssen sämmtliche Abschnitte der Harnkanälchen (mit Einschluss des etwaigen Epithels der BOWMANschen Kapseln) aus den primären Ureterverzweigungen abstammen« (p. 514). Die Gefäßendothelien und die Membrana propria der BOWMAN'schen Kapseln sind aber Derivate der BRAUN'schen Zellstränge (p. 524).

RIBBERT (XLVIII, 1880) untersuchte die Niere von älteren Embryonen und neugeborenen Thieren. Der Verfasser hält die von KUPFFER beschriebenen, die kolbigen Enden der Nierengangäste umhüllenden Zellstreifen für nichts weiter als eine Zone dichten Bindegewebes, welche nichts mit der Bildung der Harnkanälchen zu

thun hat. Näher auf die Schilderung des Verfassers von der Entstehungsweise der Glomeruluskapseln als Ausbuchtungen der Nierengangäste hier einzugehen, halte ich für überflüssig, da der Verfasser selbst diese später für irrig erklärt hat (siehe unten).

Hortolès (XXIV, 1881) schließt sich der Darstellung Ribbert's ganz an.

Nach Untersuchungen an Kaninchen kommt Haycraft (XIX, 1895) zu dem Resultate, dass das Bindegewebe und die Blutgefäße der Nachniere sich aus dem sogenannten »Blastem« entwickeln, während das Epithel der Harnkanälchen aus den den Nierengang bekleidenden Zellen hervorgehen.

Haycraft findet auch, dass die Urnierenkanälchen beim Huhne und Kaninchen sich als Ausstülpungen des Wolff'schen Ganges anlegen.

Schließlich ist zu erwähnen, dass sowohl Kollmann (XXX, 1898) wie v. Ebner (IX, 1899) sich in ihren Lehrbüchern für die Remak-Kölliker'sche Auffassung ausgesprochen haben, jedoch Beide ohne eigne Untersuchungen als Stütze hierfür anzuführen.

Im Folgenden werden wir nun andererseits sehen, was früher als Stütze für eine isolirte Entstehung der Harnkanälchen angeführt ist.

Aus Kupffer's Laboratorium erschien im Jahre 1873 eine vorläufige Mittheilung über dieses Thema von Thayssen (LVI). Seine Resultate decken sich mit denjenigen von Kupffer. Selbständig in der Nierenanlage aus soliden Zellballen entwickeln sich die Glomeruluskapseln, die Tubuli contorti und die Henle'schen Schleifen, während das ganze übrige Kanalsystem der Niere, mit Inbegriff der Verbindungs- oder Schaltstücke der Harnkanälchen, durch hohlsprossenartige Ausstülpungen des Nierenganges hervorgehen. Über die Art und Weise, wie die Glomeruluskapseln aus diesen Zellballen entstehen, und wie die einzelnen Theile des Kanalsystems mit einander in Verbindung treten, ist der Verfasser nicht ins Klare gekommen (p. 593).

Nach Riedel (LI, 1874[1]) verdankt die erste Generation von Nierengangästen ihre Entstehung einem Ausstülpungsprocess vom Nierengange aus. Ihre wiederholte Theilung Zwecks Produktion neuer Generationen von Sammelröhren wird stets eingeleitet durch Anlagerung eines rundlichen Zellballens an ihr peripherisches Ende, welcher die Anlage des gesammten Harnkanälchensystems, der

[1] Citirt nach Gerhardt (XV, 1901). Originalarbeit mir nicht zugänglich.

Bowman'schen Kapsel, aller Wahrscheinlichkeit nach auch die des Glomerulus in sich birgt. Der rundliche Zellballen geht aus der Aneinanderlagerung embryonaler, an der Peripherie der Niere sich stets reproducirender Zellen hervor. Die Produktion der Zellballen und ihre Apposition an das peripherische, ampullenförmige Ende des Nierengangastes, dauert so lange, als das Thier überhaupt nach embryonalem Typus wächst.

Emery (VIII, 1883), der hauptsächlich Ziegenembryonen untersuchte, ist der Erste, welcher eine genaue Beschreibung der ersten Entwicklungsstadien der Harnkanälchen geliefert hat. Man sieht nach ihm in dem »Nierenblastem«, an der Seite des Nierengangastes, Gruppen von Zellen, welche eine radiäre Anordnung besitzen und mit ihren zugespitzten Enden gegen ein centrales Lumen gekehrt sind. Ein anderes Mal sind diese Zellgruppen weniger differenzirt, und ein centrales Lumen kommt ihnen nicht zu. Die strahlenförmigen Zellgruppen sind zuweilen in die Wand des Nierengangastes in geringem Grade eingedrückt, von dieser werden die Zellgruppen durch einen deutlichen hellen Umriss, welcher sie nach allen Seiten hin begrenzt und sie auch von dem umliegenden »Blastem« trennt, geschieden. Wieder andere Male steht die Zellgruppe in vollständigem Zusammenhange mit dem »Nierenblastem« und weist gar keine Grenze gegen dieses auf (vgl. seine Fig. 1 und 2).

Die bläschenförmigen Harnkanälchenanlagen oder »vésicules rénales«, wie sie Emery nennt, verlängern sich später und biegen sich nach verschiedenen Richtungen (p. 84). Die weitere Entwicklung dieser jungen Anlagen und die Verbindungsweise derselben mit den Nierengangästen finden bei Emery eine wenig eingehende Behandlung. Mit Riedel gegen Thayssen nimmt Emery eine Entstehung des Verbindungs- oder Schaltstückes unabhängig vom Nierengangaste in Zusammenhange mit dem übrigen Theile des Harnkanälchens an.

Riede (L, 1887) untersuchte in Kupffer's Laboratorium die Nierenentwicklung beim Schafe.

Sein jüngster Embryo besaß eine Länge von 7 mm. Der Nierengang war hier noch nicht entwickelt, und nirgends war in dem gleichartigen Zellenlager, durch welches die Wolff'schen Gänge verliefen, irgend eine Andeutung von Abgrenzung einer bestimmten Zellgruppe, die als Anlage eines »Nierenblastems« aufgefasst werden konnte, zu sehen.

Bei einem 8 mm langen Embryo war der Nierengang vorhanden. Das wenig erweiterte Ende desselben war von einem intensiv gefärbten

Lager dicht gedrängter Zellen umgeben; dieses kann nach Riede als »Nierenblastem« bezeichnet werden. Im Allgemeinen findet nun der Verfasser, dass das Epithel des Nierenganges von diesem »Blastem« sich deutlich absetzt. »Am distalen Ende des Kanals (d. h. des Nierenganges) ist einfaches Cylinderepithel, dessen Kerne in einfacher Reihe neben einander stehen. Etwa in der Mitte der Länge des Kanals wird der Bau des Epithels komplicirter, die Kerne stehen in Doppelreihen, am blinden Ende in drei- bis vierfacher Lage und hier schwindet die Grenze des Epithels gegen das Blastem, die gegen den Wolff'schen Gang zu durch eine Basalmembran ausgeprägt ist« (p. 23).

Ganz ähnlich wie der Nierengang verhalten sich nun nach Riede auch die Nierengangäste zu dem »Nierenblastem«. Diese büßen alle an ihren peripherischen Theilen die Grenzen gegen das Blastem ein (vgl. seine Fig. 2, 3 und 5). Nach diesen Befunden betrachtet Riede das Epithel des Nierenganges und der Nierengangäste als eine der »Quellen« des »Nierenblastems«.

Zu dieser Annahme ist Riede dadurch gekommen, dass er sich konsequent durch Schrägschnitte hat täuschen lassen.

Untersucht man Schnitte, die die Wand des Nierenganges oder der Nierengangäste quer getroffen haben, so wird man die scharfe Grenze zwischen dem Epithel und der umliegenden Innenzone des metanephrogenen Gewebes unmöglich übersehen können. Wenn der Schnitt aber die Epithelwand schräg getroffen hat, dann kann man nicht verlangen, die Basalmembran des Epithels zu sehen. In dem vorliegenden Falle wird »der Übergang des Epithels in das umliegende Gewebe« um so leichter dem Beobachter vorgetäuscht werden können, als die Kernrichtung, die Kerngröße und der Aneinanderschluss der Zellen in den beiden an einander grenzenden Geweben ungefähr die gleichen sind.

Aus dem »Nierenblastem« gehen nun nach Riede die jungen Harnkanälchenanlagen in der von Emery beschriebenen Weise hervor. Als Erster schildert Riede die weitere Entwicklung derselben in wesentlich richtiger Weise: »Die Blasen ändern sich dann weiterhin in dem Sinne, dass ihre Wand auf der einen Seite sich verdickt; stets ist es diejenige Wand, die dem vertikalen Schenkel des **T** entfernt liegt. Die Verdickung erfolgt dadurch, dass das Epithel mehrschichtig wird, während man an der entgegengesetzten, dem Stamme des Sammelrohres zugewendeten Wand stets einschichtiges Cylinderepithel wahrnimmt. Der weitere Verlauf dieses Processes vollzieht sich

dann derart, dass die verdickte Wand sich gegen die Höhle der Blase einsenkt, und so die sphärische Anlage allmählich in Sichelform übergeführt wird« (p. 28). Später erfolgt dann die Vereinigung des blinden Endes des T-förmigen Nierengangastes mit dem jungen Harnkanälchen.

Die Zellen des »Nierenblastems« vereinigen sich also jetzt nach einer längeren Trennung wieder mit ihrem Muttergewebe.

Wie man sieht, nimmt also Riede eine Art vermittelnde Stellung ein zwischen den Anhängern der »Einheitslehre« und denen, welche eine von den Nierengangästen, was Zellmaterial betrifft, vollständig unabhängige Entstehungsweise der Harnkanälchen vertheidigen. Eine ähnliche, jedoch weniger ausgeführte Auffassung wurde, wie früher erwähnt, für die Nierenentwicklung der Reptilien von Hoffmann und für die der Vögel von Sedgwick behauptet (siehe p. 4, 31 u. 76).

Hamburger (XVIII, 1890) beschreibt nach Untersuchungen, welche hauptsächlich an Mäuseembryonen angestellt wurden, die ersten Anlagen der Harnkanälchen in Übereinstimmung mit Emery. Er hebt die scharfen Grenzen hervor, die überall zwischen der Wand der Nierengangäste und dem nephrogenen Gewebe, respektive den aus letzterem hervorgegangenen Harnkanälchenanlagen bestehen.

Während sowohl die Beschreibung, wie die Abbildungen des Verfassers von den jüngsten und den älteren Stadien der Harnkanälchenanlagen im Wesentlichen zutreffend sind, scheinen ihm die Zwischenstadien entgangen zu sein. Er sagt nämlich hierüber nur Folgendes: »Während der weiteren Entwicklung erhält die (bläschenförmige) Anlage des geschlängelten Rohres eine Depression, indem die eine Wand etwas einsinkt, wesshalb der Hohlraum der Anlage sich jetzt als halbmondförmige Spalte zeigt« (p. 26—27). Eine Beschreibung, welche, wie man sieht, nicht genau ist.

Hamburger schließt sich Riedel und Emery in der Auffassung an, dass die Nierengangäste rücksichtlich ihrer Vermehrung ausschließlich auf Theilungen ihrer peripherischen, ampullenförmigen Enden angewiesen sind, dass somit kein nachträgliches Hervorsprossen von dem Ureter oder dem primären Nierenbecken stattfindet, eine Auffassung, der ich mich selbst auch anschließe (vgl. oben: nur aus denjenigen Theilen des Nierenganges, respektive der Nierengangäste, welche von der Innenzone des metanephrogenen Gewebes umgeben sind, entstehen neue Äste).

Über die Entstehungsweise des nephrogenen Gewebes äußert sich der Verfasser nicht.

Chievitz (VI, 1897) beschreibt die Entwicklung der Nachniere bei dem Seehunde und kommt zu ähnlichen Resultaten wie Emery und Hamburger: »Zunächst theilt sich der Ureter innerhalb des »Nierenblastems« zu wiederholten Malen. Mittlerweile entwickeln sich aus dem Blastem die Anlagen der Acini, welche nachträglich mit den Ureterästen, und zwar mit deren Endästen, in Verbindung treten« (p. 96). Der jüngste Embryo, den Chievitz untersuchte, war 10,5 mm lang.

Weber (LX, 1897) spricht sich in seiner Arbeit nebenbei für eine von den Nierengangästen isolirte Entstehung der Harnkanälchen aus. Jede genauere Beschreibung hierüber fehlt jedoch.

Ribbert hat in der letzen Zeit (XLIX, 1900), wie schon oben erwähnt wurde, seine frühere Auffassung über die Nierenentwicklung aufgegeben und nimmt jetzt eine von den Nierengangästen gesonderte Anlage der Harnkanälchen aus einem »Nierenblastem« an.

Die Arbeit von Ribbert hat für uns ein besonderes Interesse, da sie die erste ist, welche sich mit der Entstehung des nephrogenen Gewebes (des »Blastems« von Ribbert) bei den Säugethieren beschäftigt und hierüber Beobachtungen bringt. Was frühere Untersucher hierüber geäußert haben, ist nämlich nur als Vermuthungen anzusehen.

Nach Ribbert ist von der ersten Anlage der Nachniere an das »Blastem« in zwei Bestandtheile differenzirt. Der eine stellt das »Blastem« dar, welches dem Organ seine rundliche Form giebt und dem Sprossen des Ureters als Grundlage dient. Aus ihm geht der bindegewebige Apparat der Niere hervor. Der andere Theil bildet eine der Endkuppe der Nierengangäste kappenförmig aufsitzende, zwei- bis dreischichtige epitheliale Zelllage, die gegen das umliegende Gewebe abgesetzt ist. Diesen Theil des »Blastems« konnte Ribbert bis zu der ersten Anlage der Niere zurückverfolgen. Er umgiebt den Nierengang und wächst später mit ihm als ein selbständiges Gebilde in proximaler Richtung. Eine sichere Entscheidung über die Ableitung des »Nierenblastems« findet Ribbert nicht möglich. »Das Eine lässt sich zunächst behaupten, dass der Ureter (d. h. Nierengang) in einen dichten Zellstrang hineinwächst, der als caudale Verlängerung der Urniere anzusehen ist. . . . Auch so viel ist weiterhin wahrscheinlich, dass die dem Ureter aufsitzende Zellschicht aus Bestandtheilen des dunklen Stranges hervorgeht, aber unsicher bleibt es, welche Elemente daran betheiligt sind . . . . Daran dürfen wir wohl festhalten, dass der hinterste Abschnitt der Urniere die Bildungs-

stätte der Zellkuppe und somit der funktionellen Theile der Nierenrinde ist« (p. 192—193). RIBBERT stimmt in dieser Weise WIEDERSHEIM (siehe p. 5 u. 31—32) bei, »dass die gewundenen Harnkanälchen von der Urniere abzuleiten sind« (p. 193).

Der Leser wird das Richtige in diesen Beobachtungen von den weniger richtigen Schlussfolgerungen leicht unterscheiden können.

Dass die Darstellung der Entwicklungsweise der Harnkanälchen, wie RIBBERT dieselbe in seiner schematischen Figur 3 wiedergiebt, eine falsche ist, wird aus einem Vergleich derselben mit meinen entsprechenden Figuren (102—117) klar hervorgehen.

Die letzte Arbeit, welche wir hier noch zu betrachten haben, stammt von HERRING (XX, 1900) und behandelt Untersuchungen, welche an menschlichen Embryonen angestellt sind.

Der Nierengang tritt nach HERRING am Ende des ersten Monates als ein Auswuchs des WOLFF'schen Ganges auf und wächst gegen das »Nierenblastem« hin. In der Mitte des zweiten Monates kommt der Nierengang mit letzterem in Berührung, und die Bildung der bleibenden Niere fängt jetzt an. Der Nierengang giebt früh Äste ab und sein Lumen erweitert sich zu dem späteren Nierenbecken. Die primären Nierengangäste sind von einer bestimmten Zahl. Ureter, Pelvis, Calyces und die Sammelröhren nehmen ihre Entstehung aus dem WOLFF'schen Gange, und sind die einzigen Theile der Niere, welche diesen Ursprung haben, wenn wir nicht einen Theil des Verbindungsstückes mitrechnen. Aus dem »Nierenblastem« entstehen sämmtliche Theile der Harnkanälchen, weiter das Bindegewebsgerüst und die Kapsel der Niere. Die MALPIGHI'schen Körperchen und ihre Tubuli fangen am Ende des zweiten Monates an sich zu bilden. Jedes MALPIGHI'sche Körperchen mit seinem Tubulus entsteht als eine solide Zellmasse an der Peripherie eines Lobulus, dem erweiterten Ende eines Nierengangastes dicht anliegend. In der soliden Zellmasse tritt ein Lumen auf, und dieselbe nimmt die Form eines **S** an. Das Unterstück dieses **S** wird zu einem MALPIGHI'schen Körperchen, das Ober- und das Mittelstück bilden den Tubulus contortus und die HENLE'sche Schleife, während das Endtheil des Oberstückes sich mit dem Nierengangaste verbindet und den größten Theil des Verbindungsstückes bildet. Das MALPIGHI'sche Körperchen ist der erste Theil, welcher eine Differenzirung zeigt. Ein spaltförmiges Lumen entsteht früh und erreicht eine erhebliche Größe. Das Epithel des Bläschens ist Anfangs an beiden Seiten ähnlich, aber nur für eine kurze Zeit. Die Zellen, welche die nach dem Nierengangaste ge-

kehrte Wand bekleiden, werden dünn und platt gedrückt, jedoch nicht über die ganze Strecke. Die Glomeruluskapsel wird nicht durch eine Invagination sondern durch eine Verdickung des Epithels gebildet. Der Verfasser stimmt also hier mit Riede überein. Die Entstehung des nephrogenen Gewebes hat der Verfasser nicht verfolgt. Der Beschreibung schließen sich vier nach Mikrophotographien ausgeführte Tafeln an, welche die Entwicklung der jungen Harnkanälchen wiedergeben.

Es herrscht, wie man aus diesem Résumé der Arbeit von Herring einsehen wird, eine weitgehende Übereinstimmung zwischen seinen Angaben über die Entstehungsweise der Harnkanälchen und den meinigen. Dass der Nierengang erst einen halben Monat nach seiner Entstehung mit dem nephrogenen Gewebe in Berührung kommt, wie Herring angiebt, muss ich aber nach meinen Untersuchungen als unrichtig ansehen.

Schlussbetrachtungen.

Die auffallende Thatsache, dass bei den Wirbelthieren mehrere exkretorische Organe auftreten und während der Entwicklung einander ersetzen, gehört gewiss zu den interessantesten Erscheinungen der gesammten Morphologie.

Vor Allem müssen sich hier dem Untersucher zwei Fragen aufdrängen:

Was ist die Bedeutung dieses Wechsels der Harnorgane, und wie ist derselbe zu Stande gekommen?

Wie wir wissen, stellt die Vorniere das Exkretionsorgan der Acranier dar, die Urniere und die Nachniere repräsentiren aber die harnbereitenden Organe der Cranioten, und zwar die erstere dasjenige der Anamnier, die letztere dasjenige der Amnioten.

Wie Rabl (XLI, 1896) hervorgehoben hat, treffen wir also auf den Wechsel dieser Organe »gerade dort, wo die Gesammtorganisation des Körpers die mächtigste Umgestaltung und Weiterbildung erfuhr, und wo dementsprechend auch die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels eine beträchtliche Steigerung erfahren musste« (p. 701).

Was nun die Bedeutung des Wechsels betrifft, so muss es ja nahe liegen schon aus den Zeitpunkten, zu welchen dieser eintritt, zu schließen, dass derselbe mit einer Steigerung des Stoffwechsels immer zusammenhängt. Dieses Moment: Der Anspruch des Organismus auf eine größere exkretorische Fläche, vermag aber allein den

Wechsel des harnbereitenden Organs nicht genügend zu erklären; denn jener könnte ja einfach durch eine größere Entfaltung des vorhandenen Organs befriedigt werden. Es muss ein zweites Moment, und zwar wahrscheinlich ein sehr zusammengesetztes, noch hinzukommen, die Unvereinbarkeit nämlich einer solchen Vergrößerung des vorhandenen Organs mit der sonstigen Entwicklung (z. B. mit dem Längswachsthum des Darmkanals, der Größenzunahme der Leber, der Entwicklung des Gefäßsystems und der Bauchmuskulatur, der Statik des Körpers etc.). Erst wenn diese beiden Momente zusammentreffen, wird uns ein Wechsel verständlich, und seine Bedeutung ist also nicht nur die, dass der Organismus durch denselben eine vergrößerte exkretorische Oberfläche, sondern ein Exkretionsorgan, welches im Funktionswerth das frühere übertrifft, zugeführt wird.

Dass dies in der That auch immer der Fall ist, lehrt eine Vergleichung der drei exkretorischen Organe (vgl. RABL, XLI, 1896, p. 698—700).

Vermögen wir also schon durch eine vergleichende morphologische Betrachtung der harnbereitenden Organe über die physiologische Bedeutung des Wechsels derselben uns einigermaßen klar zu machen, so sind wir, wenn die Frage aufgeworfen wird, in welcher Weise dieser Wechsel zu Stande gekommen ist, nicht in derselben glücklichen Lage.

Wie RABL in der oben citirten Arbeit hervorhebt, ist ein plötzlicher Wechsel des harnbereitenden Organs phylogenetisch undenkbar. Derselbe kann nie in der Weise vor sich gehen, wie z. B. der Schalenwechsel eines Krebses, sondern muss immer ein allmählicher sein. Das neue Organ muss zuerst als ein Hilfsorgan des früheren auftreten, kann dann aber durch seine langsamere oder raschere Entfaltung mit der Zeit das frühere, welches degenerirt, funktionell ersetzen.

Im Folgenden werden wir versuchen, ob es uns möglich ist, die allmähliche Entstehung des dritten Exkretionsorgans des Wirbelthierstammes zu verfolgen, den Weg von Urniere zu Nachniere.

Im Hinblick auf die jetzigen Verhältnisse in den vorderen Segmenten bei *Lacerta* und die Zustände bei Selachiern und gewissen Amphibien, können wir wohl als das ursprüngliche Verhalten bei den Vorfahren der Amnioten das Vorkommen eines Paares von Urnierenkanälchen in jedem Segmente von einer Stelle, welche in einer größeren oder geringeren Entfernung vom Kopfe gelegen war, bis zu

der Einmündungsstelle des WOLFF'schen Ganges in die Kloake, annehmen. Diese Kanälchen müssen aus den Urwirbelkommunikationen ihren Ursprung genommen haben.

Dieses Verhalten sehen wir später in der Weise sich ändern, dass die Urwirbelkommunikationen breiter werden, und die einzelnen Kommunikationen mit einander zu der sogenannten Mittelplatte verschmelzen. Jetzt entstehen die Urnierenkanälchen in kontinuirlicher Reihe ohne Rücksicht oder Beziehung zur primären Segmentirung.

Durch diese Veränderungen, welche wohl in Zusammenhang mit der Steigerung des Stoffwechsels zu bringen sind, entsteht anstatt einer Reihe größerer Kanälchen, welche von einander mehr entfernt liegen, eine Reihe kleinerer, aber dichter zusammengedrängter Kanälchen.

Da alle diese Kanälchen aus einem bestimmten Theile, nämlich dem mittleren, der Mittelplatte ihren Ursprung nehmen, kommen sie alle — von kleinen Verschiebungen abgesehen — in dieselbe Horizontalebene zu liegen, und dies Verhalten setzt natürlich der wachsenden Zahl der Kanälchen bald eine bestimmte Grenze. Wenn darum die durch diese Vermehrung der Zahl der Kanälchen erreichte Vergrößerung der exkretorischen Fläche sich als unzureichend erweist, dann findet eine Veränderung in der Anordnung der Kanälchen statt: die Kanälchen nehmen nicht mehr ihren Ursprung direkt aus der Mittelplatte, die letztere schnürt sich vielmehr zuerst vom Urwirbel und von den Seitenplatten ab, nimmt an Mächtigkeit durch Vermehrung ihrer Zellen zu, und jetzt entstehen aus derselben mehrere Reihen von Kanälchen, wodurch die Zahl der letzteren erheblich vergrößert wird.

Diese Veränderungen in der Bildungsweise der Urnierenkanälchen sehen wir bei *Lacerta*, so zu sagen vor unseren Augen während der Entwicklung vor sich gehen. Bei den jüngeren Embryonen stoßen wir in den hinteren Segmenten auf Bildungen, welche als aus der Mittelplatte direkt hervorgegangene, in einer Reihe gelegene Urnierenkanälchenanlagen zu deuten sind. Bei älteren Embryonen aber begegnen uns in denselben Segmenten Verhältnisse, welche deutlich zeigen, dass diese Anlagen sich nicht weiter entwickeln, sondern das Zellmaterial zu demjenigen Gewebe liefern, aus welchem später mehrere Kanälchenreihen hervorgehen.

Wir müssen uns hier vorstellen, dass die Differenzirung der Mittelplatte auf die Lieferung einer Reihe von Urnierenkanälchen durch alle Segmente eingestellt ist. Diese Einstellung beherrscht auch, so weit

wir zu beurtheilen vermögen, in der ersten Entwicklungszeit die Differenzirung, und die Kanälchen kommen in den vorderen Segmenten in einer Reihe zur Entwicklung. Zu einem gewissen Zeitpunkt in der Entwicklung stellt sich dann offenbar die Nothwendigkeit zur Entwicklung einer größeren Zahl von Kanälchen ein. Die Differenzirung weicht in Folge dessen von der früheren Richtung ab, und so sehen wir, dass die Mittelplatte, welche dem früheren Entwicklungsverlauf entsprechend, sich auf die Lieferung einer Kanälchenreihe schon eingestellt hat, nunmehr zu der Lieferung mehrerer Reihen veranlasst wird.

Diese Einwirkung des neuen Momentes auf die Differenzirung nimmt, wie wir uns denken müssen, mit der fortschreitenden Entwicklung im steigenden Grade zu, so dass die nach der alten Einstellung verlaufende Differenzirung immer rascher auf neue Wege eingelenkt wird. Und schließlich kommt der Zeitpunkt, in welchem die neue Entwicklungsrichtung sofort anfängt sich geltend zu machen. Dies ist bei den Vögeln der Fall. Hier geht aus der Mittelplatte direkt dasjenige Gewebe, aus welchem sich mehrere Kanälchenreihen bilden, hervor.

Damit nun die Bildung mehrerer Kanälchenreihen, deren Zahl durch die neue Entstehungsweise, eine beinahe unbeschränkte werden zu können scheint, auch nützlich wirken soll, müssen natürlich auch Bedingungen vorliegen, welche den in derselben Frontalebene gelegenen Kanälchen ihr Exkret in den Ausführungsgang zu entleeren gestatten. Diesen Bedingungen wird Anfangs durch das Breiterwerden des WOLFF'schen Ganges Genüge geleistet.

Bei den Reptilien sehen wir den WOLFF'schen Gang gleichzeitig mit der Neubildung dorsaler Kanälchen auch dorsalwärts leistenförmig vortreten. Bei den Vögeln, wo die Neubildung von Kanälchen sich auch in ventraler Richtung hin erstreckt, besitzt der WOLFF-sche Gang an Querschnitten eine Spaltform mit einer der Urniere zugekehrten breiten Wand, und außerdem geht von ihm beim Huhne sowohl wie bei der Ente und Möve, wie oben geschildert wurde, eine nicht geringe Zahl dorsaler und medio-dorsaler, längerer oder kürzerer Divertikel aus, in welche die peripherischen, vor Allem aber die dorsal gelegenen Urnierenkanälchen einmünden. Diese Ausstülpungen der Wand des WOLFF'schen Ganges sind paarig[1].

---

[1] Diese Sammelgänge sind nach ihrem Ursprunge von dem WOLFF'schen Gange selbst sehr wohl von denjenigen, welche z. B. bei mehreren Amphibien

Wir könnten uns nun denken, dass diese Aste des WOLFF'schen Ganges an Zahl und Verzweigung immer zugenommen hätten, und immer neue Kanälchen sich entwickelt, und dass die Urniere durch ein immer weiter fortschreitendes Wachsthum den steigenden Stoffwechsel befriedigt hätte.

Die phylogenetische Entwicklung schreitet aber, wie wir wissen, nach dieser von uns als denkbar hingestellten Richtung nicht fort. Vielmehr sehen wir bei den Sauropsiden das am meisten distal gelegene Paar der Ausstülpungen des WOLFF'schen Ganges mehr in die Länge wachsen und sich reicher verästeln als alle die anderen proximal gelegenen Paare, und weiter sehen wir, dass aus demjenigen Theile des nephrogenen Gewebes, welcher der Wand dieser Ausstülpung anliegt, zahlreichere, dichter zusammengedrängte und stärker geschlängelte Kanälchen hervorgehen, als aus den übrigen Theilen des nephrogenen Gewebes. Dieses Paar von Ausstülpungen des Mesonephrosganges mit den denselben sich anschließenden Harnkanälchen bilden die Nachniere, welche sich der Urniere gegenüber vor Allem durch den größeren Funktionswerth ihrer Harnkanälchen auszeichnet.

Die verschiedene Differenzirungsweise des distalen Theiles des nephrogenen Gewebes von der des proximalen Theiles müssen wir uns so erklären, dass das Bedürfnis des Organismus nach einer größeren exkretorischen Fläche gestiegen ist, während gleichzeitig die übrigen Organe keine weitere Entfaltung der Urniere gestattet haben. Diese zwei Momente haben neben einander wirkend die Differenzirung des caudalen Theiles des nephrogenen Gewebes in die neue Entwicklungsrichtung eingelenkt, und zwar, wie wir uns vorstellen müssen, ganz allmählich.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns also, dass die Harnkanälchen der Urniere und die der Nachniere aus demselben Gewebe ihren Ursprung nehmen, und dass die ableitenden Harngänge der einen wie die der anderen dem Mesonephrosgange angehören.

Die Nachniere stellt also der Urniere gegenüber ein neues Organ nicht mit Rücksicht auf Bildungsmaterial, sondern nur mit Rücksicht auf Materialverwendung und Entstehungsort, dar.

---

vorkommen, und welche durch Verlängerung einzelner Kanälchen entstehen, zu unterscheiden.

Warum schließen sich nun alle die caudalen Harnkanälchen der hier sich befindenden Ausstülpung des Wolff'schen Ganges an, und warum münden keine in den Wolff'schen Gang selbst ein?

Wie aus dem oben Angeführten hervorgeht, müssen wir uns vorstellen, dass jene Ausbuchtung des Wolff'schen Ganges, aus welcher der Nierengang entstanden ist, ursprünglich dem nephrogenen Gewebe und den aus diesem hervorgegangenen Kanälchen gegenüber sich in ähnlicher Weise wie die übrigen Ausstülpungen des Wolff-schen Ganges verhalten hat, indem die dorsal gelegenen Kanälchen über die ganze mediale Wand der Ausstülpung eingemündet haben, die ventral gelegenen aber in den Wolff'schen Gang selbst.

Dieses Verhalten sehen wir jetzt in der Weise verändert, dass das nephrogene Gewebe während des Wachsthums des Nierenganges um die dorsale Partie desselben sich sammelt, während es die ventrale Partie des Nierenganges, welche später nur als Ausführungsgang dient, frei lässt. Die Folge dieses Verhaltens ist die, dass wenn die Kanälchenbildung in dem nephrogenen Gewebe anfängt, dieses letztere von dem Wolff'schen Gange schon weit entfernt ist.

Wir besitzen noch keine Mittel diesem Processe, durch welchen die Nachniere der Urniere gegenüber ihre Selbständigkeit gewinnt, in seiner Entwicklung zu folgen. Seinen Nutzen sehen wir vor Allem in der durch denselben erreichten mehr oder weniger vollkommenen Trennung der männlichen Geschlechtsstoffe von dem Harne. Auch sehen wir, wie diese Trennung der Nachniere von dem Wolff'schen Gange und von der Urniere der ersteren eine so große Selbständigkeit verleiht, dass die Nachniere sich von ihrer ursprünglichen Lage durch sekundäres Emporsteigen zu entfernen vermag, was für ihre Funktion besonders bei den Säugern von großer Bedeutung zu sein scheint (hierüber mehr unten).

In engem Zusammenhange mit der Entstehung der Nachniere zu bringen ist offenbar die sowohl bei den Sauropsiden wie bei den Säugern sich vollziehende Degeneration desjenigen Theiles des nephrogenen Gewebes, welcher unmittelbar proximal von der Anlage der Nachniere gelegen ist.

Dass in diesem Theile sich früher funktionirende Urnierenkanälchen entwickelt haben, beweisen sowohl die Kanälchenanlagen, welche hier konstant vorgefunden werden, wie der Umstand, dass ich auch in dieser Region bei Vogelembryonen mehrmals kürzere Ausstülpungen des Wolff'schen Ganges vorgefunden habe.

Die Ursache der Degeneration dieses Theiles müssen wir in einer

Correlation der Organe suchen. Kanälchen entstehen im cranialen Theile dieser Partie zu einer Zeit, da der Organismus sie benöthigt, sie entwickeln sich aber nur so lange, als diese Bedingung besteht; hört die letztere auf, dann geht eine wechselnde Zahl der schon angelegten, aber noch jungen Kanälchenanlagen wie auch der caudale noch undifferenzirte Theil des hier gelegenen nephrogenen Gewebes zu Grunde.

Die Ursache davon, dass der Organismus keine weitere Entwicklung von Urnierenkanälchen nöthig hat, müssen wir in der Entfaltung der Nachnierenanlage suchen.

Während wir bei den Vogelembryonen, und hier wieder besonders bei der Möve, eine außerordentlich starke Entfaltung der Urniere mit zahlreichen zum Theile verästelten Ausbuchtungen von dem Wolff-schen Gange und in mehreren Reihen gelegenen Kanälchen, welche um diese Ausbuchtungen koncentrisch angeordnet sind, vorfinden, treffen wir die Urniere beim Kaninchen nur in relativ geringer Ausbildung. Bei diesem kommen die Urnierenkanälchen nur in einer Reihe zur Entwicklung, und ihre Entwicklungsweise erinnert an diejenige der proximalen Kanälchen von *Lacerta*. Gleichzeitig finden wir hier, dass die Nachniere auf einem früheren Zeitpunkte in der Entwicklung auftritt als bei den Sauropsiden und eine viel bedeutendere Entfaltung erreicht als bei jenen.

Auch hier fehlt es uns noch an Anhaltspunkten, um beurtheilen zu können, in welchem Verhältnisse die schwache Entwicklung der Urniere zu der Entstehung der Nachniere zu bringen ist. Es ist um so schwieriger, hierüber ein Urtheil zu fällen, als wir beim Schweine wieder eine sehr bedeutende Entfaltung der Urniere vor uns sehen.

Wir vermögen also noch keine sicher begründete Meinung darüber zu äußern, ob der Entwicklungsmodus der Urniere, den wir beim Kaninchen vorfinden, als ein primärer und ursprünglicher, oder als ein durch die Art der Entstehung der Nachniere hervorgerufener sekundärer, dem ursprünglichen nur ähnlicher, zu deuten ist.

Als einen recht einfachen Typus der Nachniere müssen wir denenigen, welcher von einem *Lacerta*-Embryo in Textfig. 2 wiedergegeben ist, ansehen. Der Nierengang stellt ein durch einen kurzen Stiel in die Kloake mündendes Rohr dar. Von demselben gehen ungefähr parallel verlaufende Queräste aus, welche sich zu den in mehrere Reihen geordneten Harnkanälchen ganz so wie die Queräste des Wolff'schen Ganges zu den Urnierenkanälchen verhalten. Ähn-

liche Veränderungen, welche der Nierengang in Wachsthum, Verzweigung und Verhalten zu den Harnkanälchen bei *Lacerta* während der späteren Entwicklung durchläuft, hat derselbe aller Wahrscheinlichkeit nach auch während der phylogenetischen Entwicklung durchlaufen, und so entstanden diejenigen Nierenformen, die wir jetzt bei den recenten Reptilien und nur mit unwesentlichen Modifikationen auch bei den Vögeln antreffen, und welche sich alle durch ihre langgestreckte Form auszeichnen.

Der caudale Schenkel des Nierenganges von *Lacerta* ist bei den Vögeln verschwunden, was wohl mit der Reduktion der Caudalregion bei den Vögeln in Zusammenhang zu bringen ist.

Eine etwas verschiedene Richtung, als diejenige, die wir bei den Sauropsiden kennen lernten, hat die phylogenetische Entwicklung der Nachniere bei den Säugern eingeschlagen. Die Nachniere der Säuger hat sich viel mehr als diejenige der Sauropsiden in ihrem Bau von dem Urnierentypus entfernt, und wir können im Allgemeinen sagen, dass sie in ihrer Organisation das Streben gegen das Kugelprincip, als den den größten Funktionswerth verleihenden Bautypus verrathen. Der centrale Theil der Niere wird hier von den geraden Kanälchen, welche sich dicht an einander schmiegend gegen die Nierenpapillen in konvergirender Richtung verlaufen, eingenommen, die Zwischenräume zwischen den gegen die Peripherie divergirend ausstrahlenden geraden Kanälchen werden von den MALPIGHI'schen Körperchen und den gewundenen Harnkanälchen ausgefüllt. Dieses Streben gegen eine Organisation, welche die größte Ausnutzung des Platzes ermöglicht, wird von anderen Momenten, wie z. B. durch die Beziehung zu Nachbarorganen und durch die Befestigung der Niere bei den verschiedenen Säugern in verschiedener Weise beeinflusst.

Diejenigen Verschiedenheiten, welche wir zwischen der entwickelten Nachniere eines Reptils oder eines Vogels und derjenigen eines Kaninchens vorfinden, sehen wir von dem ersten Anfange der Entwicklung der Nachniere an sich geltend machen.

An Stelle des langgestreckten Nierenganges der ersteren, welcher seine Äste Anfangs nur in einer Richtung aussendet, die lateral von dem nephrogenen Gewebe gelegen sind, finden wir beim Kaninchen, dass der Nierengang sich bald zu einem rundlichen Becken erweitert, welches von dem nephrogenen Gewebe ringsum umgeben wird. In divergenter Richtung wachsen von dem Nierengange Äste aus, welche sich dichotomisch theilen.

Die ganze Nierenanlage der Säuger bekommt in dieser Weise

derjenigen der Sauropsiden gegenüber einen mehr koncentrischen Bautypus, und die Entwicklung derselben verläuft auf einem räumlich viel beschränkteren Platze.

Um uns eine sichere Meinung darüber bilden zu können, wie eine Nierenform, wie diejenige, die wir beim Kaninchen antreffen, hervorgegangen ist, fehlt es uns bis jetzt vor Allem an der Kenntnis der Entwicklungsart der verschiedenen Nierentypen; nur so viel dürfen wir wohl sagen, dass die ungelappten Formen, als diejenigen, welche sich dem idealen Bautypus am meisten nähern, aus den gelappten hervorgegangen sind.

Die von der Urniere mehr isolirte und zu einem geringeren Platze beschränkte Anlage der Niere bei den höheren Säugethieren ist wahrscheinlich außer mit dem Bautypus der Niere auch mit der später stattfindenden cranialen Verschiebung derselben in Zusammenhang zu bringen. Diese Wanderung der Niere aus dem Becken hinaus müssen wir wieder als einen Ausdruck des Strebens nach einer gegen Kompression von der Seite anderer Organe (vor Allem wohl des graviden Uterus und des Enddarmes) geschützten Lage auffassen.

Leider fehlt es uns auch hier an Material, um die Entwicklung dieser Verschiebung genau verfolgen zu können.

Nach der Auffassung, welche ich oben, auf Grundlage meiner entwicklungsgeschichtlichen Befunde über die phylogenetische Entstehung der Amniotenniere kurz zu skizziren versucht habe, ist gleichzeitig auch meine Stellung zu der, besonders von Balfour und Semper, versuchten Homologisirung der Nachniere mit dem hintersten Theile der Urniere der Elasmobranchier und Urodelen — dem »Metanephrosabschnitte«, wie denselben Balfour nennt (II, 1881, p. 663) — gegeben.

Balfour schreibt hierüber (I, 1877, p. 27): »The last feature in the anatomy of the Selachians which requires notice is the division of the kidney into two portions, an anterior and posterior. The anatomical similarity between this arrangement and that of higher Vertebrates (birds etc.) is very striking. The anterior one precisely corresponds, anatomically, to the Wolfian body and the posterior to the true permanent kidney of higher Vertebrates; and when we find that in the Selachians the duct for the anterior serves also for the semen, as does the duct of higher Vertebrates, this similarity seems almost to amount to identity.«

Wenige Jahre später hat Balfour selbst seine Stellung zu dieser

Frage etwas genauer präcisirt, er schreibt nämlich in seinem Lehrbuche (II, 1881, p. 663) hierüber Folgendes: »Die Homologie zwischen dem hinteren oder Metanephrosabschnitte des WOLFF'schen Körpers der Elasmobranchier und Urodelen und der bleibenden Niere der Amnioten ist meines Erachtens nur eine ganz allgemeine, d. h. in beiden Fällen hat eine gemeinsame Ursache, nämlich dass der WOLFF'sche Gang als Vas deferens fungirt, zu einer mehr oder weniger ähnlichen Differenzirung der Theile geführt.«

Im Gegensatz zu BALFOUR homologisirt FÜRBRINGER (XII, 1878) die ganze Urniere der Selachier und Urodelen mit der Urniere der Amnioten allein.

Nach den vielen neuen Thatsachen, welche die Forschung auf diesem Gebiete uns seit jener Zeit gebracht haben, sind wir jetzt im Stande unserer Auffassung über diese Frage eine mehr bestimmte Form zu geben.

So wie die Nachniere und die Urniere der Amnioten, so sind auch der Vorder- und Hintertheil der Selachier- und Urodelenniere als in speciellen Richtungen differenzirte Theile eines gemeinsamen Primitivorgans zu betrachten.

Die Nachniere der Amnioten und die Hinterniere der Selachier und Urodelen besitzen beide dem übrigen Theile des Exkretionsorgans gegenüber eine gewisse Selbständigkeit; diese letztere beruht darauf, dass die Harnkanälchen der beiden erwähnten Nierenabschnitte nicht mehr in den WOLFF'schen Gang selbst, sondern in eigene Ausführungsgänge einmünden. Durch dieses Verhalten wird eine Trennung der ausschließlich harnbereitenden Theile von den vorderen, zum Theile in den Dienst des Geschlechtsorgans tretenden Partien der Niere erreicht.

Der Ausführungsgang der Hinterniere entsteht aber in ganz anderer Weise als derjenige der Nachniere — der Ureter, und während wir — nach dem was wir bis jetzt wissen — in der Bildung der Hinterniere der Selachier und Urodelen *nur* das Resultat der Tendenz des Organismus die Exkretionsstoffe von den männlichen Geschlechtsprodukten zu trennen zu sehen vermögen, so müssen wir die Differenzirung der Nachniere, wie schon oft hervorgehoben, vor Allem als das Resultat des Bedürfnisses des Organismus nach einem *in Funktionswerth das alte übertreffenden harnbereitenden Organ* betrachten. Eine ähnliche Tendenz des Organismus auch hier die Exkretionsstoffe von den Geschlechtsprodukten zu trennen, hat dann wahrscheinlich die vollständige Unabhängigkeit der neuentwickelten Kanälchen von dem WOLFF'schen Gange herbeigeführt.

Eine direkte Homologisirung der beiden hier erwähnten Nierentheile lässt sich darum nicht durchführen, und wir müssen die zwischen beiden vorliegenden Berührungspunkte nur als ganz allgemeine und äußere betrachten, welche auf zwei in verschiedenen Richtungen führenden phylogenetischen Wegen auftreten, und denen ganz verschiedene morphologische Verhältnisse zu Grunde liegen.

Wie nun die Umgestaltung, welche der Wirbelthierstamm während einer als denkbar hingestellten phylogenetischen Entwicklung von den Anamniern zu den Amnioten als eine weniger durchgreifende zu betrachten ist, als diejenige von den Acraniern zu den Cranioten, so könnte man wohl mit einem gewissen Recht vermuthen, dass auch die Umgestaltung, welche das harnbereitende Organsystem im Laufe der ersteren Entwicklung durchläuft, eine weniger bedeutende ist als im Laufe der letzteren, und dass auch diese erstere Veränderung desselben als die der Zeit nach jüngere für uns leichter zu erforschen wäre.

Die Richtigkeit dieser Voraussetzungen scheint mir die Entwicklungsgeschichte zu bekräftigen.

Wir haben in dieser Arbeit gesehen, dass die Nachniere der Amnioten nur als ein in besonderer Richtung differenzirter Theil der primitiven Urniere zu betrachten ist, dass das Material, aus welchem sich die Nachnierenkanälchen bilden, demjenigen, aus welchem die Urnierenkanälchen hervorgehen, gegenüber, kein neues darstellt, dass nur die Verwendung des gemeinsamen Bildungsmaterials eine modificirte ist, und wir haben weiter gesehen, dass wir ohne große Schwierigkeit im Stande sind, uns bis zu einem gewissen Grade darüber klar zu werden, wo im Körper und wie diese veränderte Materialverwendung sich geltend gemacht hat, oder mit anderen Worten, wie die Nachniere entstanden ist.

Viel schwieriger ist es aber zu sagen, wie weit nach hinten sich die Vorniere erstreckt hat, und wo die Urniere zuerst aufgetreten ist.

Ohne auf eine genauere Erörterung über das gegenseitige Verhalten zwischen Vorniere und Urniere hier einzugehen, was außerhalb des Zieles dieser Arbeit wäre, will ich nur an die bekannte Thatsache erinnern, dass, während das Bildungsmaterial der Vorniere aus dem lateralen Blatt des ventralen Theiles der Urwirbelkommunikation stammt, sowohl das laterale wie auch das mediale

Blatt an der Bildung der Urnierenkanälchen Theil nehmen, und immer entwickeln sich da, wo Vornieren- und Urnierenkanälchen in demselben Segmente vorkommen, die letzteren dorsalwärts von den ersteren (vgl. auch RÜCKERT LII, 1892).

Der Unterschied zwischen einem Vornieren- und einem Urnierenkanälchen ist darum nicht nur in der Materialverwendung, sondern auch in dem Material selbst gelegen. Dieses Verhalten bedingt, wie mir scheint, einen viel tieferen Unterschied zwischen Vorniere und Urniere als zwischen letzterer und Nachniere.

Prag, 30. Juli 1901.

Litteraturverzeichnis[1].

I. F. M. BALFOUR, On the Origin and History of the Urino-genital Organs of Vertebrates. Journ. of Anatom. and Physiol. Vol. X. p. 17. 1876.

II. Ders., Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsche Ausgabe von VETTER. II. Bd. Jena 1881.

III. TH. BORNHAUPT, Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. 3 Tafeln. Dorpat 1867.

IV. M. BRAUN, Entwicklung des Urogenitalsystems der Reptilien. Sitzungsberichte der phys.-med. Ges. in Würzburg. 1876—1877. XI. Sitzung. Würzburg 1877.

V. Ders., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien entwicklungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. IV. p. 113. Taf. V—X. Würzburg 1878.

VI. J. H. CHIEVITZ, Beobachtungen und Bemerkungen über Säugethiernieren. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Jahrg. 1897. Suppl.-Bd. p. 80. Taf. V—VI.

VII. A. COLBERG, Zur Anatomie der Niere. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Jahrg. 1863. Nr. 48, p. 753 u. Nr. 49, p. 769.

VIII. C. EMERY, Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Arch. Ital. de biologie. Tome IV. p. 80. Mit 1 Tafel. 1883.

IX. V. v. EBNER, KÖLLIKER's Handbuch der Gewebelehre des Menschen. III. Bd. 1. Hälfte. Leipzig 1899.

X. FOSTER u. BALFOUR, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsche Ausgabe von KLEINENBERG. Leipzig 1876.

XI. H. FREY, Handbuch der Histologie und Histochemie. Leipzig. 1876.

XII. M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb. Bd. IV. p. 1. Taf. I—III. 1878.

---

[1] Von den Herren Professoren Hofrath CHIARI, RABL und SIGM. MAYER in Prag wurden mir in der liebenswürdigsten Weise Arbeiten, die mir sonst nicht zugänglich waren, zur Verfügung gestellt, wofür ich diesen Herren meinen besten Dank hier ausspreche.

XIII. C. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870.

XIV. Ders., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Aufl. Bd. II. Leipzig 1896.

XV. U. Gerhardt, Zur Entwicklung der bleibenden Niere. Archiv für mikr. Anat. Bd. LVII. p. 822. 1901.

XVI. C. Golgi[1], Annotazioni intorno all' istologia dei Reni dell' Uomo e di altri Mammiferi. Rendiconti delle R. Accad. dei Lincei. Vol. V. 1º Sem., fasc. 5. p. 334. Roma 1889.

XVII. E. R. Gregory, Observations on the Development of the Excretory System in Turtles. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere. Bd. XIII. Heft 4. p. 683. Taf. XLV—L. 1900.

XVIII. O. Hamburger, Über die Entwicklung der Säugethierniere. Archiv für Anat. und Entwicklungsgesch. Jahrg. 1890. Suppl.-Bd. p. 15 Taf. III—IV.

XIX. J. B. Haycraft, The Development of Kidney in the Rabbit. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XII. p. 281. Mit 16 Textfig. 1895.

XX. P. T. Herring, The Development of the Malpighian bodies of the Kidney, and its relation to pathological changes which occur in them. The Journ. of pathol. and bacteriol. Vol. VI. No. 4. p. 459. Plates XVIII—XXI. 1900.

XXI. Ferd. Hochstetter, Über den Einfluss der Entwicklung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen. Anat. Anz. 3. Jahrg. p. 938. Mit 2 Textfig. 1888.

XXII. Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. XX. p. 543. Taf. XXI—XXIII u. 16 Textfig. 1893.

XXIII. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Diese Zeitschr. Bd. XLVIII. p. 260. Taf. XVII —XVIII und 1 Textfig. 1889.

XXIV. Ch. Hortolès, Recherches histologiques sur le glomérule et les épithéliums du rein. Arch. de physiol. normale et pathol. Treizième année. p. 861. 1881.

XXV. J. Janosik, Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsber. der math.-naturwiss. Klasse d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. XCI. 3. Abth. p. 97. Mit 4 Taf. Wien 1885.

XXVI. A. Kallay, Die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens. Mitth. a. d. embryol. Inst. d. k. k. Universität in Wien. Neue Folge. Heft 1. p. 51. Mit 1 Tafel. Wien u. Leipzig 1885.

XXVII. F. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Jahrg. 1896. p. 55. Taf. III—VII u. 101 Textfig.

XXVIII. A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861.

XXIX. Ders., Einige Beobachtungen über die Organe menschlicher Embryonen. Sitzungsber. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. p. 85. Würzburg 1883.

[1] War mir nicht zugänglich.

XXX. J. KOLLMANN, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

XXXI. C. KUPFFER, Untersuchungen übei die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. p. 233. Taf. XV. 1865.

XXXII. Ders., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- u. Geschlechtssystems. Ebenda. Bd. II. p. 473. Taf. XXIV. Fig. 1—3. 1866.

XXXIII. FR. LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

XXXIV. L. LÖWE, Zur Entwicklungsgeschichte der Säugethierniere. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVI. p. 507. Taf. XXIV u. 2 Textfig.

XXXV. C. S. MINOT, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe von KAESTNER. Leipzig 1894.

XXXVI. JOH. MÜLLER, Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830.

XXXVII. W. NAGEL, Über die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. p. 269. Taf. XVII—XX. 1889.

XXXVIII. M. NUSSBAUM, Zur Rückbildung embryonaler Anlagen. Archiv für mikr. Anat. Bd. LVII. p. 676. Taf. XXXV—XXXVII. 1901.

XXXIX. W. PYE, Observations on the development and structure of the kidney. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. IX. p. 272. Pl. III. 1875.

XL. C. RABL, Einiges über Methoden. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. XI. p. 164. 1894.

XLI. Ders., Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. (Zweite Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms«.) Morphol. Jahrb. Bd. XXIV. p. 632. Taf. XIII—XIX u. 32 Textfig. 1896.

XLII. Ders., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Leipzig 1900.

XLIII. H. RABL, Die Entwicklung und Struktur der Nebennieren bei den Vögeln. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. p. 492. Taf. XXIX —XXXI. 1891.

XLIV. H. RATHKE, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Erster Theil. Leipzig 1832. Zweiter Theil. Leipzig 1833.

XLV. Ders., Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861.

XLVI. K. B. REICHERT, Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich. Berlin 1840.

XLVII. R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.

XLVIII. H. RIBBERT, Über die Entwicklung der Glomeruli. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVII. p. 113. Mit 4 Textfig. 1880.

XLIX. Ders., Über die Entwicklung der bleibenden Niere und über die Entstehung der Cystenniere. Verhandl. der deutschen pathol. Gesellschaft. Zweite Tagung, gehalten zu München vom 18. bis 22. Sept. 1899. p. 187. Mit 5 Textfig. Berlin 1900.

L. K. RIEDE, Untersuchungen zur Entwicklung der bleibenden Niere. Inaug.-Diss. Mit 1 Tafel. München 1887.

LI. RIEDEL[1], Entwicklung der Säugethierniere. Unters. aus dem anat. Inst. zu Rostock. p. 38. 1874.

[1] War mir nicht zugänglich.

LII. J. Rückert, Entwicklung der Exkretionsorgane. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. I. 1892.

LIII. O. Schultze, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.

LIV. A. Sedgwick, Development of the Kidney in its relation to the Wolfian Body in the Chick. Quart. Journ. of Micr. sc. Vol. XX. p. 146. Pl. XVII—XVIII u. 2 Textfig. 1880.

LV. Ders., On the Early Development of the Anterior Part of the Wolfian Duct and Body in the Chick, together with some Remarks on the Excretory System of the Vertebrata. Quart. Journ. of Micr. sc. Vol. XXI. p. 432. Pl. XXVI u. 2 Textfig. 1881.

LVI. A. Thayssen, Die Entwicklung der Nieren. Vorläufige Mittheilung. Centralblatt f. d. med. Wissensch. Bd. XI. Nr. 38. p. 593. 1873.

LVII. C. Toldt, Untersuchungen über das Wachsthum der Nieren des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsber. der math.-naturw. Klasse d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. LXIX. 3. Abth. p. 123. Mit 1 Taf. Wien 1874.

LVIII. G. Valentin, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835.

LIX. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

LX. S. Weber, Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern, mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere. Schwalbe, Morphol. Arbeiten. Bd. VII. p. 611. Taf. XXII—XXIII. 1897.

LXI. R. Wiedersheim, Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXXVI. p. 410. Taf. XVI—XVIII u. 2 Textfig. 1890.

LXII. Ders., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Tafel- und Textfiguren (wie auch die Profilkonstruktionen) wurden von meiner Frau ausgeführt.

Tafel I—VIII.

Gemeinsame Bezeichnungen:

A.c, Arteria caudalis;
All.G, Allantoisgang;
Ao, Aorta;
A.iliac.com, Arteria iliaca communis;
A.umb.d.&s, Arteria umbilicalis dextra et sinistra;
Aus, Außenzone des metanephrogenen Gewebes;
aus.Bl.Glk, äußeres Blatt der Glomeruluskapsel;
Cep, Cölomepithel;
Ch, Chorda;
D, Darm;
Ep, Epidermis;
Hka, Harnkanälchenanlage;
in.Bl.Glk. inneres Blatt der Glomeruluskapsel;
Inz, Innenzone des metanephrogenen Gewebes;
Kl, Kloake;
Kl.M, Kloakenmembran;
Med, Medulla;

M.G, MÜLLER'scher Gang;
Mp, Mittelplatte;
Nb, Nierenbecken;
Ng, Nierengang;
neph.G, nephrogenes Gewebe;
p.Ao, primitive Aorta;
p.Nb, primäres Nierenbecken;
Schw.D, Schwanzdarm;
U, Ureter;
Ukz, Urkeimzellen;
Urn, Urniere;
Urnk, Urnierenkanälchen;
Urka, Urnierenkanälchenanlage;
Urw, Urwirbel;
V.c, Vena cardinalis posterior;
W.G, WOLFF'scher Gang.

Tafel I. Reptilien.

Alle Figuren sind nach Schnitten durch Embryonen von *Lacerta agilis* gezeichnet. Vergrößerung 195.

Fig. 1. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 32 Urwirbeln. Der Schnitt entspricht ungefähr der Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 2. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 31. Segment.

Fig. 3. Aus derselben Serie; Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes.

Fig. 4. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 29. Segment.

Fig. 5. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 48 Urwirbeln. Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes.

Fig. 6. Aus derselben Serie; Schnitt durch die craniale Hälfte des 30. Segmentes.

Fig. 7. Aus derselben Serie; Schnitt durch die Mitte des 29. Segmentes.

Fig. 8. Aus derselben Serie; die Lage des Schnittes entspricht der Grenze zwischen dem 29. und 28. Segmente.

Fig. 9. Aus derselben Serie; Schnitt durch die craniale Hälfte des 29. Segmentes.

Fig. 10. Aus derselben Serie; Schnitt durch die Mitte des 28. Segmentes.

Fig. 11. Aus derselben Serie; Schnitt durch die caudale Hälfte des 26. Segmentes.

Fig. 12. Aus derselben Serie; der zweite Schnitt cranialwärts von dem der Fig. 11.

Fig. 13. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 45 Urwirbeln; Schnitt durch das 24. Segment.

Fig. 14—21. Aus einer Querschnittserie durch einen 2 cm langen Embryo. Fig. 14, 15 und 21 sind Schnitte durch die linke Anlage der bleibenden Niere, Fig. 16, 17, 18, 19 und 20 dagegen durch die rechte Anlage.

Fig. 22. Aus einer Querschnittserie durch einen 2,4 cm langen Embryo; Schnitt durch die linke Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 23. Aus derselben Serie; der cranialwärts folgende Schnitt von dem der Fig. 22.

Tafel II. Reptilien.

Fig. 24—30 sind nach Schnitten durch Embryonen von *Lacerta agilis* gezeichnet. Vergrößerung 120. Die Fig. 31 nach einem Schnitte durch einen Embryo von *Lacerta vivipara*. Vergrößerung 60.

Fig. 24—28. Aus einer Querschnittserie durch einen 1,6 cm langen Embryo. Über die Lage der einzelnen Schnitte vgl. Textfig. 1.

Fig. 29. Aus einer Querschnittserie durch einen 2,9 cm langen Embryo; Schnitt durch das 33. Segment.

Fig. 30. Aus derselben Serie; Schnitt durch die craniale Hälfte des 30. Segmentes.

Fig. 31. Aus einer Sagittalschnittserie; Schnitt durch die rechte Anlage der bleibenden Niere und den caudalen Endtheil der Urniere.

Tafel III. Vögel.

Vergrößerung der Fig. 32—45 = 195, der Fig. 46 = 120.

Fig. 32. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo mit 31 Urwirbeln; Schnitt durch die Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 33. Aus derselben Serie; Schnitt durch die Mitte des 28. Segmentes.

Fig. 34. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo mit 33 Urwirbeln; Schnitt durch die Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 35. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo mit 38 Urwirbeln; Schnitt durch die Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 36. Aus einer Querschnittserie durch einen Entenembryo mit 32 Urwirbeln; Schnitt durch die Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 37—45. Aus einer Querschnittserie durch einen Entenembryo mit 45 Urwirbeln; über die Lage der Schnitte der Fig. 37, 38, 40, 41, 42, 43 und 44 vgl. Textfig. 4; Fig. 39 ist nach einem Schnitte durch das 29. Segment, Fig. 45 nach einem Schnitte durch das 24. Segment gezeichnet.

Fig. 46. Aus einer Querschnittserie durch einen Mövenembryo (*Larus ridibundus*) mit 48 Urwirbeln; Schnitt durch das 30. Segment.

Tafel IV. Vögel.

Vergrößerung der Fig. 47 und 52 = 80, der Fig. 50 = 120, der Fig. 53 = 60, der Fig. 55 = 67, der Fig. 48, 49, 51, 54, 56—64 = 195.

Fig. 47. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Mövenembryo mit 49 Urwirbeln; Schnitt durch die rechte Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 48. Aus derselben Serie; der Schnitt ist der zweite lateralwärts von dem der Fig. 47.

Fig. 49. Aus einer Querschnittserie durch einen Mövenembryo mit 48 Urwirbeln; Schnitt durch das 33. Segment kurz proximalwärts von der Abgangsstelle der Arteria iliaca.

Fig. 50. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo mit 52 Urwirbeln; Schnitt durch das 32. Segment.

Fig. 51. Aus einer Querschnittserie durch einen Entenembryo mit 51 Urwirbeln; Schnitt durch das 32. Segment kurz proximalwärts von der Abgangsstelle der Arteria iliaca.

Fig. 52. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Entenembryo mit 53 Urwirbeln; Schnitt durch die rechte Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 53. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo, Brützeit von 7 Tagen; Schnitt durch den caudalen Theil der rechten Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 54. Ein Theil des gleichen Schnittes, stärker vergrößert (vgl. Fig. 53).

Fig. 55. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo, Brützeit von 7 Tagen und 10 Stunden; Schnitt durch den mittleren Theil der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 56. Aus derselben Serie; Schnitt durch einen Nierengangast mit einer jungen Harnkanälchenanlage.

Fig. 57. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo, Brützeit von 9 Tagen und $4^1/_2$ Stunden, aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 58. Aus derselben Serie; aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 59. Aus derselben Serie; aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 60. Aus derselben Serie; aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 61. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo, Brützeit von 8 Tagen; aus der rechten Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 62. Aus derselben Serie wie die Schnitte der Fig. 57—60; aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 63. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo, Brützeit von 9 Tagen und 21 Stunden; aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 64. Aus einer Querschnittserie durch einen Hühnchenembryo, Brützeit von 11 Tagen und 1 Stunde; aus der linken Anlage der bleibenden Niere.

Tafel V. Säugethiere.

Alle Figuren sind nach Schnitten durch Kaninchenembryonen gezeichnet. Vergrößerung = 195.

Fig. 65. Aus einer Querschnittserie durch Stadium IV; Schnitt durch die Mitte des 25. Segmentes.

Fig. 66. Aus derselben Serie; Schnitt durch den caudalen Theil des 24. Segmentes.

Fig. 67. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo wenig jünger als Stadium V; Schnitt durch den cranialen Theil des 29. Segmentes.

Fig. 68. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo nahe bei Stadium VII; Schnitt durch das 29. Segment.

Fig. 69. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo von Stadium X; Schnitt durch das 29. Segment

Fig. 70. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 28. Segment.

Fig. 71. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo nahe bei Stadium V; Schnitt durch das 15. Segment.

Fig. 72. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo nahe bei Stadium IX; Schnitt durch drei Urnierenkanälchenanlagen aus dem 26. Segmente.

Fig. 73. Aus derselben Serie; Schnitt durch zwei Urnierenkanälchenanlagen aus dem 24. Segmente.

Fig. 74. Aus derselben Serie; Schnitt durch eine Urnierenkanälchenanlage aus dem 23. Segmente.

Fig. 75. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo wenig jünger als Stadium IX; Schnitt durch ein junges Urnierenkanälchen aus dem 22. Segmente.

Fig. 76. Aus einer Querschnittserie durch Stadium XI; Schnitt durch ein junges Urnierenkanälchen aus dem 29. Segmente.

Fig. 77. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo wenig jünger als Stadium V; Schnitt durch den cranialen Theil des 30. Segmentes.

Fig. 78. Aus derselben Serie; Schnitt durch die Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 79. Aus derselben Serie; Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes.

Fig. 80. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo nahe bei Stadium VII; Schnitt durch die Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 81. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo noch näher bei Stadium VII; Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes.

Tafel VI. Säugethiere.

Alle Figuren sind nach Schnitten durch Kaninchenembryonen gezeichnet. Vergrößerung der Fig. 82—85 und 87—88 = 195, der Fig. 86, 90 und 91 = 120, der Fig. 89 und 92 = 60.

Fig. 82. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo nahe bei Stadium IX; Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes; linke Nachnierenanlage.

Fig. 83. Aus einer Querschnittserie durch Stadium IX; Schnitt durch die Mitte des 31. Segmentes; linke Nachnierenanlage.

Fig. 84. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo zwischen Stadium IX und X; Schnitt durch die linke Nachnierenanlage.

Fig. 85. Aus einer Querschnittserie durch Stadium X; Schnitt durch die linke Nachnierenanlage.

Fig. 86. Der gleiche Schnitt wie der der Fig. 85, schwächer vergrößert.

Fig. 87. Aus derselben Serie; Schnitt durch den Wolff'schen Gang und das nephrogene Gewebe an der Grenze zwischen dem 30. und 29. Segmente.

Fig. 88. Aus derselben Serie wie Fig. 82; Schnitt durch den Wolff'schen Gang und das nephrogene Gewebe in der Mitte des 30. Segmentes.

Fig. 89. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo nahe bei Stadium IX; Schnitt durch die caudalen Urnierenkanälchenanlagen, das nephrogene Gewebe und die Nachnierenanlage der rechten Körperhälfte. Bei *a* und *b* zwei dichtere Partien in dem nephrogenen Gewebe.

Fig. 90. Aus einer Querschnittserie durch Stadium XII; Schnitt durch die linke Nachnierenanlage.

Fig. 91. Aus einer Querschnittserie durch Stadium XIV; Schnitt durch den caudalen Theil der linken Nachnierenanlage.

Fig. 92. Aus einer Querschnittserie durch Stadium XVI; Schnitt durch den cranialen Theil der linken Nachnierenanlage.

Tafel VII. Säugethiere.

Fig. 93—95 sind nach Schnitten durch Kaninchenembryonen, Fig. 96—99 nach Schnitten durch Schweinsembryonen gezeichnet.

Vergrößerung der Fig. 93 = 60, der Fig. 94, 95 und 96 = 195, der Fig. 97, 98 und 99 = 120.

Fig. 93. Aus einer Querschnittserie durch Stadium XVII; Schnitt durch den mittleren Theil der linken Nierenanlage.

Fig. 94. Aus derselben Serie; Schnitt durch einen Nierengangast der rechten Nierenanlage.

Fig. 95. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen 15 Tage alten Embryo; Schnitt durch die linke Nierenanlage.

Fig. 96. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo von einer NS-Länge von 10 mm und einer SS-Länge von 9 mm; Schnitt durch die dorsale Wand des primären Nierenbeckens.

Fig. 97. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo von einer NS-Länge von 11,6 mm und einer SS-Länge von 12 mm; Schnitt durch den proximalen Theil der linken Nachnierenanlage.

Fig. 98. Aus derselben Serie; Schnitt durch den mittleren Theil der linken Nachnierenanlage.

Fig. 99. Aus derselben Serie; Schnitt durch den caudalen Theil der linken Nachnierenanlage.

Tafel VIII. Säugethiere.

Die Fig. 100—114 sind nach Schnitten durch menschliche Embryonen, die Fig. 115—117 nach Schnitten durch Schweinsembryonen gezeichnet.

Vergrößerung der Fig. 100, 102—110 und 112—117 = 195, der Fig. 101 = 120, der Fig. 111 = 400.

Fig. 100. Aus einer Querschnittserie durch einen Embryo vom Anfange der 5. Woche; Schnitt durch ein junges Urnierenkanälchen.

Fig. 101. Aus derselben Serie; Schnitt durch den mittleren Theil der linken Nachnierenanlage.

Fig. 102—114. Aus mehreren Serien durch die Niere eines Embryo aus dem 7. Monate; Schnitte durch die äußerste Rinde der Niere.

Fig. 115—117. Aus einer Querschnittserie durch die Nierenanlage eines Embryo von einer SS-Länge = 28 mm.

Beiträge zur Entwicklung der Wasservögel[1].

Von

Prof. **Paul Mitrophanow**

in Warschau.

Mit Tafel IX und X.

I.

Über die erste Entwicklung der Hausente (Anas domestica).

Das sich auf die Entwicklung der Hausente beziehende Material wurde im Juli 1898 gesammelt und bearbeitet. Die frisch gelegten Eier wurden bei einer Temperatur von 38° C. im Inkubator bebrütet und nach der von mir früher[2] veröffentlichten Methode bearbeitet. Von den 31 Enteneiern, welche ich zu meiner Verfügung hatte, erwiesen sich neun, ein verhältnismäßig bedeutendes Procent, zur Entwicklung unfähig; die übrigen, welche eine Entwicklung äußerten, wurden hauptsächlich in der Periode der 9.—11. Bebrütungsstunde geöffnet; drei Eier von denselben waren sichtbar anormal, was sich in der unregelmäßigen Form der Keimscheibe äußerte.

Bis zur fünften Entwicklungsstunde bemerkte man keine sichtbare Differenzirung in der Keimscheibe, von der fünften Stunde bis zur elften beobachtete man im Ektoderm die ektodermale Verdickung, welche gewöhnlich excentrisch und näher zum hinteren Rande des hellen Fruchthofes gelegen ist. Nur erst nach elf Bebrütungsstunden beobachtet man in dieser Verdickung eine weitere Differenzirung

Ich muss bemerken, dass die von mir studirten Eier der Hausente in ihrer einmal begonnenen Entwicklung größtentheils bald stehen blieben, wodurch es sich erklärt, dass z. B. Keimscheiben auf der

[1] Diese Abhandlung, eben so wie die früher in dieser Zeitschrift (Bd. XLIX) erschienene, »Über die erste Entwicklung der Krähe«, stellt eine etwas veränderte Übersetzung der entsprechenden Kapitel aus meiner russischen Schrift dar (Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium der Universität Warschau, Heft XXIII, 1900).

[2] 1, p. 197.

sechsten, sowohl wie auf der elften Bebrütungsstunde denselben Umfang hatten; ein Theil der Eier jedoch hatte eine normale Entwicklung und gab mir ein ganz befriedigendes Material. Die Größe der Keimscheiben (in Kanadabalsam) ward zu folgenden Maßen bestimmt: in der sechsten Stunde von 3,25—4 mm; in der elften bis 4,6 mm; in der 29. bis 11 mm Durchmesser. Man beobachtet den Anfang der Bildung des Primitivstreifens auf den Keimscheiben, welche mehr als 3,5 mm im Durchmesser haben; auf jenen aber, welche schon einen Durchmesser von 4,5 mm erreicht haben, hat der Primitivstreifen eine bedeutende Länge, 0,5 mm und mehr. Die weiteren Einzelnheiten sind aus der hier folgenden Beschreibung der Hauptstufen klar.

Das früheste Entwicklungsstadium des Entenblastoderms von denen, welche ich studirt habe, war das nach vier Bebrütungsstunden.

Die Keimscheibe (vor der Bearbeitung) hatte einen Durchmesser von 3,25—3,5 mm; der helle Fruchthof hat sich kaum sichtbar abgesondert. Ein bestimmterer Charakter der inneren Differenzirung äußerte sich nach $5^1/_2$ Bebrütungsstunden auf folgendem Präparate. Die Keimscheibe hatte eine unregelmäßige Form (Taf. IX, Fig. 1); sie war in der Querrichtung mehr (etwa 4 mm) als in der Längenrichtung (etwa 3,25 mm) ausgedehnt. Noch vor der Bearbeitung trat in ihrer Mitte ein weißlicher Fleck auf, welcher etwas näher zu ihrem hinteren Rande lag; auf dem fixirten und gefärbten Präparate erwies sich dieser Fleck als eine scheibenartige Verdickung von etwa 1,5 mm im Durchmesser, in einer Entfernung von 1,25 mm vom vorderen und 0,5 mm vom hinteren Rande der Keimscheibe. Diese Verdickung nimmt den größten Theil des hellen Fruchthofes ein, dessen Umrisse noch keine genügende Bestimmtheit erlangt haben; da der Rand der Verdickung den dunklen Fruchthof beinahe erreicht, so tritt der helle Fruchthof, als helle Sichel, nur vor demselben hervor.

Die Längenschnitte (Taf. X, Fig. 1) zeigten, dass das Ektoderm sich vom Dotterentoderm nur in der Mitte abgesondert hat; seine größte Dicke (etwa 32 μ) fällt gerade auf den Centraltheil, ungefähr auf der $^1/_3$ Entfernung vom hinteren Rande der Keimscheibe (Taf. X, Fig. 2). Das Bild, welches auf dem nicht fixirten Präparate als weißlicher Fleck und dann als scheibenartige Verdickung erschien, ist eben dadurch bedingt, dass in diesem Gebiete das dickere Ektoderm schon begonnen hat sich abzusondern; der nebenan durchschim-

mernde Ring bestimmt gerade die äußere Grenze dieser Absonderung (Taf. IX, Fig. 1). Überhaupt sind noch alle Elemente an Dotterkörnchen reich.

Nach $6^1/_2$ Bebrütungsstunden hat sich die Keimscheibe dem äußeren Anschein nach wenig verändert; ihr Durchmesser hat sich bis auf 3,75 mm oder etwas mehr vergrößert. Von zwei Präparaten dieses Entwicklungsstadiums war das eine mit dem soeben beschriebenen fast identisch auch hinsichtlich des Charakters der Elemente; das andere dagegen zeigte eine höhere Entwicklungsstufe, was sich aus den Längsschnitten erwies. Die äußere Differenzirung desselben auf den dunklen und den hellen Fruchthof (Taf. X, Fig. 3) wurde durch die vollständige Absonderung des Ektoderms im ganzen centralen Gebiete bestätigt; seine Zellen verloren die Dotterkörner (weshalb ihre Kerne klarer auftraten) und erhielten im am meisten verdickten Theile den Charakter des cylindrischen Epithels (Taf. X, Fig. 4). Im Allgemeinen befindet sich dieser verdickte Theil etwas näher zum hinteren Rande, hat im Centrum bis 43 μ Dicke, auf der Grenze des dunklen Fruchthofes — hinten etwa 30 μ, und vorn, wo er allmählich dünner wird, nur 25 μ; näher zur Peripherie wird das Epithel fast flach. Das Dotterentoderm, welches im ganzen mittleren Gebiete abgesondert war, hat in Folge der Bildung der klar ausgeprägten sekundären Furchungshöhle den Charakter einer ununterbrochenen Platte, welche stellenweise durch einzelne Haufen von Dotterzellen verdickt ist.

Einige Eier von längerer Bebrütung (bis neun Stunden) gaben Keimscheiben von gehemmter Entwicklung, was vor Allem durch ihre Größe (etwa 3,0—3,5 mm im Durchmesser) bestimmt wurde. Die Ränder der Keimscheiben waren auch etwas verdickt und als ob etwas beschnitten, wie man es nach der Entwicklung bei einer erhöhten Temperatur (2, p. 8—12) beobachtet. Trotzdem schritt augenscheinlich die innere Differenzirung der Keimscheiben auf natürliche Weise fort; man konnte darin den äußeren Rand und das mittlere, dem hellen Fruchthofe entsprechende Gebiet unterscheiden; von einem Rande dieses letzteren (bei der normalen Lage des Keimes vom hinteren) trat die Verdickung hervor; die Gruppirung der unten angeklebten Dotterelemente entsprach dieser Gliederung und unter der Verdickung bildeten sie einen Auswuchs, welcher dem Dottervorsprung der subgerminalen Höhle entsprach — (Taf. X, Fig. 5). Wegen der augenscheinlichen Hemmung in der Entwicklung studirte man die Präparate, von denen die Rede ist, nicht weiter auf

Schnitten, um so mehr als es nicht schwer war nach der Stelle der Verdickung die größte Dicke des Ektoderms zu bestimmen.

Nach zehn Bebrütungsstunden vergrößern sich die Keimscheiben. Ich habe zwei solche Präparate untersucht. Das eine hatte eine gegestreckte Form, so dass in einer Richtung sein Durchmesser 4,5 mm und in der anderen nur 3,5 mm erreichte. Das Studiren von der Oberfläche gab klare Hinweise auf die Absonderung des hellen Fruchthofes, längs dessen hinterem Rande die dunklere Masse des Dottervorsprunges durchschimmerte. Die Querschnitte zeigten, dass das Ektoderm sich schon auf der ganzen Ausdehnung des hellen Fruchthofes abgesondert hat.

Im mittleren Gebiet erreicht seine größte Dicke 30 μ, und längs dem hinteren Rande, über dem Dottervorsprung, etwa 20 μ.

Das andere Präparat bot einen Keimhof von etwa 5 mm im Durchmesser; darin sonderte sich klar der helle Fruchthof mit einem Durchmesser von etwa 2,5 mm ab. Der hintere Rand des letzteren war etwas ausgedehnt, und in diesem Gebiete schimmerte, wie im vorhergehenden Falle, der Dottervorsprung durch.

Die Längsschnitte (welche etwas schräg gegangen sind) zeigten, dass das Ektoderm im hellen Fruchthof frei ist; in engeren Verhältnissen zum Dotterentoderm befindet es sich im Gebiete des Dottervorsprunges; außerdem zeigte sich hier eine Differenzirung, welche beim Studiren von der Fläche unbemerkt blieb; sie bildet unzweifelhaft die Anlage des Primitivstreifens. Diese Bildung liegt folglich in der hinteren Hälfte des hellen Fruchthofes und hat in ihren Theilen eine verschiedene Dicke. So sondert sich dieselbe längs dem hinteren Rande des hellen Fruchthofes schwach vom benachbarten Ektoderm ab, ohne 40 μ zu übertreffen; im hinteren Drittel erreicht sie 50 μ und endlich am vordersten Ende (Taf. X, Fig. 6) 80 μ. Die Dicke des freien Ektoderms schwankt zwischen 30—40 μ und erreicht nur unmittelbar vor dem Primitivstreifen, d. h. im Centrum des hellen Fruchthofes, etwa 45 μ. So viel man aus den Schnitten urtheilen kann, hatte die Anlage des Primitivstreifens eine unregelmäßige Lage, indem er mit dem Kopfende nach links abwich. Das hier beschriebene Präparat ist im Vergleich zum vorangehenden in der Entwicklung bedeutend vorausgeschritten, da es schon einen ansehnlichen Primitivstreifen besitzt. Obgleich letzterer die hintere Grenze des hellen Fruchthofes erreicht, ist er am dicksten an seinem vorderen Ende. Das übrige Ektoderm hat die größte Dicke (45 μ) im Centrum, auf der Peripherie nur bis 25 μ.

Die Bildung des Primitivstreifens auf dem vorhergehenden Präparate ist augenscheinlich auf diesen Entwicklungsstufen eine verfrühte Erscheinung, welche vielleicht durch irgend welche besondere Bedingungen hervorgerufen worden ist. So bot nach $10^{1}/_{2}$ Bebrütungsstunden die allen Kennzeichen nach normale Keimscheibe, welche (auf den Schnitten) etwa 3,5 mm (im lebenden Zustande folglich nicht weniger als 4 mm) lang war, und eine Differenzirung in den dunklen und hellen Fruchthof klar zeigte, in der Mitte des letzteren nur eine Verdickung ohne den mindesten Hinweis auf die Bildung des Primitivstreifens. Die Längsschnitte haben es vollständig bewiesen und gleichzeitig gezeigt, dass die größte Dicke des Ektoderms (bis 40 μ) ihm im Gebiete der oben erwähnten Verdickung und vor dem hinteren Rande des dunklen Fruchthofes (Taf. X, Fig. 7) eigen ist. Ich muss hier auf den Umstand aufmerksam machen, dass im Gegensatz zu der von uns für die Hühnerembryonen (1) festgestellten Regel der hintere Rand des dunklen Fruchthofes bedeutend schmaler (fast doppelt) als der vordere ist; dafür ist er aber fast dreimal so dick.

Die drei letzten Präparate weisen darauf hin, dass die Vorgänge, welche das Auftreten des Primitivstreifens bei der Ente vorbereiten, gerade gegen die 10. Entwicklungsstunde stattfinden. Das eine von diesen Präparaten ist zufällig mehr als gewöhnlich vorgeschritten und muss eigentlich mit denen in eine Reihe gestellt werden, welche wir nach 11 Bebrütungsstunden erhalten haben und welche in diesem Falle das größte Interesse bieten.

Wie es oft stattfindet, erhielt ich bei einer Bebrütung von gleicher Dauer Keimscheiben von verschiedener Größe. Eine davon, deren Durchmesser in lebendigem Zustande 3 mm betrug, hatte im Kanadabalsam Ausmessungen von 2,5 mm und 2,75 mm. Im schwach abgesonderten hellen Fruchthofe trat als ein etwas asymmetrischer Flecken die mittlere Verdickung hervor. Die Längsschnitte zeigten, dass diese Keimscheibe in ihrer Entwicklung wirklich sehr zurückgeblieben ist, da das Dotterentoderm noch nicht als eine kontinuirliche Schicht erscheint und nur durch die hier und da ans Ektoderm angeklebten Dotterkugeln dargestellt ist. Im Gebiete des Dottervorsprunges besteht noch das kompakte Blastoderm, welches in der ganzen Dicke an Dotterkörnern reich ist. Die Dicke des freien Ektoderms im Centrum übertrifft 30 μ. Indem dieses Präparat im Allgemeinen eine verhältnismäßig frühe Entwicklungsstufe bietet, welche denen in der ersten Reihe beschriebenen gleicht, ist es sozu-

sagen eine Vorbereitungsstufe zu den anderen, welche von uns gleichzeitig erhalten sind und welche eine vollständigere Entwicklung erreicht haben.

Am nächsten zu ihm steht eine Keimscheibe mit einem Durchmesser von 3,5 mm; beim Betrachten der Oberfläche erscheint der helle Fruchthof klarer, als im vorhergehenden Falle; längs dem hinteren Rande schimmert der breite und verhältnismäßig kurze Dottervorsprung durch. Das Dotterentoderm bildet schon eine kontinuirliche Schicht, und das freie Ektoderm ist im Centrum bis 40 μ verdickt. Die sekundäre Furchungshöhle erscheint auf den Schnitten als eine schmale Spalte; die Anwesenheit zahlreicher Dotterkörner in einem großen Theile der ektodermalen Elemente spricht dafür, dass auch diese Keimscheibe in ihrer Entwicklung bedeutend zurückgeblieben ist.

Unmittelbar nach den zwei so eben beschriebenen Präparaten folgt eine Keimscheibe, welche in einer Ausmessung (wie es sich später erwies, der transversalen) 3,75 mm und in der anderen (in Wirklichkeit der longitudinalen und auf dem Dotter in Folge der unregelmäßigen Lage des Keimes scheinbar transversalen) 3,25 mm. Der helle Fruchthof ist klar abgesondert und hatte im Durchmesser ca. 2 mm. Auf dem gefärbten Präparate im Kanadabalsam traten folgende Einzelnheiten hervor. Der scharf begrenzte dunkle Fruchthof hatte vorn eine Breite von 0,55 mm, hinten jedoch 0,7 mm. In der Mitte des hellen Fruchthofes, etwas excentrisch zum hinteren Rand, trat klar eine derartige Verdickung des Ektoderms hervor, dass man darin den Anfang der Bildung des Primitivstreifens beobachten konnte (Taf. X, Fig. 8). Im Centrum dieser Verdickung lag ein schwach begrenztes Inselchen, der Primitivknoten, welcher die erste Spur des der Länge nach noch nicht differenzirten Primitivstreifens bildet. Das Centrum des Primitivknotens befand sich vom vorderen Rand des hellen Fruchthofes in einer Entfernung von 1,25 mm und vom hinteren in einer Entfernung von 0,75 mm. Die Verdickung erreichte hinten nicht den dunklen Fruchthof, und im freien Raume dazwischen schimmerten sichelartig die von unten angeklebten Dotterelemente durch.

Die Längsschnitte haben das vorläufige Studium des Präparates in toto vollständig bestätigt. Die sekundäre Segmentationshöhle ist in Form einer Spalte erschienen, welche oben durch das gänzlich abgesonderte Ektoderm und unten durch das Dotterentoderm begrenzt ist, welches den Charakter einer ununterbrochenen Platte erworben hat. Nur an einer Stelle berühren die beiden genannten Schichten

sich ziemlich nahe, nämlich im Gebiete der oben beschriebenen ektodermalen Verdickung, deren mittlerer Theil sehr sichtbar hervortritt: während die Dicke des ringsum, vorn und hinten liegenden Ektoderms zwischen 20—25 μ schwankt, beträgt die Mitte der Verdickung nicht weniger als 45 μ. In diesem Falle ist besonders der Umstand beachtenswerth, dass unmittelbar hinter der Verdickung, zwischen ihr und dem dunklen Fruchthofe, die Dicke des Ektoderms 25 μ nicht übertrifft (Taf. X, Fig. 9); augenscheinlich hat sich folglich die Verdickung und deren Knoten (der Primitivknoten) unabhängig vom hinteren Rande des hellen Fruchthofes gebildet (Taf. X, Fig. 10). Der Charakter der Verdickung ist hier primitiv; das drückt sich dadurch aus, dass dieselbe verhältnismäßig schwach den Primitivknoten aufweist, welcher bis jetzt noch keine eigenen Umrisse hat und nur das am meisten verdickte Centrum bildet; auch das abgesonderte Ektoderm besitzt noch eine geringe Dicke, im Vergleiche mit dem, was sich in der nächsten Entwicklung äußert.

Das hier beschriebene Präparat ist eben dadurch interessant, dass es die ersten Spuren der Bildung des Primitivstreifens bietet und durch die oben beschriebenen Keimscheiben den direkten Übergang von der ersten von uns beschriebenen Keimscheibe (Taf. IX, Fig. 1) zu einer solchen bietet, worin der Charakter des Primitivstreifens nicht bezweifelt werden kann.

Die Keimscheibe dieses Präparats hatte einen Durchmesser von etwa 4,5 mm und der helle Fruchthof von etwa 2 mm; im letzteren (Taf. IX, Fig. 2), welcher etwas gestreckt ist, schimmerte die mittlere ektodermale Verdickung durch, worin wieder auf einer Entfernung von etwas mehr als 1 mm von der vorderen Grenze des hellen Fruchthofes eine Art Knöpfchen scharf hervortrat. Diese Bildung, welche vorn bestimmtere Umrisse besitzt, ist in der Schwanzrichtung etwas ausgedehnt und zeigt einen Primitivknoten, welcher sich schon in das vordere Ende des sich in der Richtung nach hinten erstreckenden Primitivstreifens verwandelt hat.

Die Längsschnitte haben die beim Studiren des Präparates von der Fläche erlangten Thatsachen vollständig bestätigt. Das Ektoderm hat sich auf der ganzen Ausdehnung des hellen Fruchthofes abgesondert; seine Zellen haben die Dotterkörner verloren und den Charakter des cylinderartigen Epithels erworben. Das Dotterentoderm ist eine ununterbrochene Zellenplatte und begrenzt von unten die sekundäre Segmentationshöhle, worin man hier und da zerstreute Zellen beobachtet. Die Dicke des Ektoderms ist am be-

deutendsten im mittleren Theile, wo sie 44 μ erreicht, während dieselbe an den Rändern des hellen Fruchthofes nur 25 μ beträgt. Der oben beschriebene Primitivknoten fällt auf den Schnitten durch seine bedeutende Dicke (Taf. X, Fig. 11) und auch dadurch auf, dass von seiner unteren Oberfläche Zellenelemente sich in die sekundäre Segmentationshöhle absondern. Auf einer kleinen Anzahl mittlerer Schnitte beobachtet man solche Elemente auch in der Schwanzrichtung. Die Fig. 11 (Taf. X) zeigt einen von solchen mittleren Schnitten, welche den Primitivknoten mitgetroffen haben (*p*); man sieht darauf, dass das Ektoderm in der Richtung nach hinten von diesem etwas verdickter ist als in den peripherischen Gebieten. Dieses verdickte Streifchen, welches man nur auf einigen Schnitten beobachtet, ist augenscheinlich der sich eben absondernde Primitivstreifen (*l.p*).

Dieses Präparat ist dadurch werthvoll, dass es den Primitivstreifen in seiner primitiven Gestaltung zeigt. Auf diese Weise ist sein Bildungsmodus klar bezeichnet. Wir werden fernerhin es mit dem Primitivstreifen zu thun haben, welcher sich gebildet hat, aber noch klar seine Entwicklungsweise erkennen lässt.

So erscheint derselbe auf dem Präparate nach elf Bebrütungsstunden, wie alle zuletzt beschriebenen Präparate. Die Keimscheibe hatte nach dem Einschließen in Kanadabalsam einen Durchmesser von 4,7 mm ohne den freien Ektodermrand. In ihrem hellen Fruchthofe (Taf. IX, Fig. 3), welcher nur etwas nach dem hinteren Ende ausgedehnt ist, tritt deutlich die scheibenartige ektodermale Verdickung hervor, von deren Centrum in der Schwanzrichtung sich ein vollständig gebildeter Primitivsteifen absondert; derselbe ist 1,25 mm und steht gleichweit von der vorderen Grenze des hellen Fruchthofes ab. Seine Form ist charakteristisch; am klarsten ist sein etwas erweitertes und verdicktes vorderes Ende ausgeprägt; indem er etwas schmäler wird, dehnt er sich nach hinten als gerader Streifen auf einer Strecke von 0,6 mm aus; dann, blasser werdend (d. h. bedeutend dünner), erweitert er sich in Form eines unregelmäßigen Fächers und erreicht auf diese Weise die Grenzen des dunklen Fruchthofes. Wie in den oben beschriebenen Fällen, trifft sein vorderes Ende mit der Mitte der ektodermalen Verdickung zusammen; ihr höchster Entwicklungsgrad in diesem Theile und die allmählich abnehmende Bestimmtheit der Umrisse in der caudalen Richtung weisen klar darauf hin, dass er eben in diesem Punkte zuerst erschienen und sich dann später und allmählich nach hinten differenzirt hat.

Die Umwandlung des Primitivstreifens in die Primitivrinne findet

augenscheinlich auf dieselbe Weise, wie es für die anderen Vögel beschrieben worden ist, statt; ich halte mich nicht bei diesem Vorgange auf, weil er in diesem Falle von untergeordnetem Interesse ist. Ich möchte jetzt nur darauf aufmerksam machen, dass die erste Phase des Wachsthums damit beschlossen wird, wenn der Achsentheil sich vorzüglich in der Schwanzrichtung differenzirt. Auf die Bildung der Primitivrinne folgt die Absonderung des Kopffortsatzes, wodurch der Anfang der neuen Phase bestimmt wird; dann differenzirt der Achsentheil sich vorzüglich in der Kopfrichtung, während die Primitivrinne sich nur unbedeutend verändert. Das beweist ausgezeichnet das auf der Fig. 4, Taf. IX, dargestellte Präparat (nach 29 Bebrütungsstunden). Die hintere Hälfte des hellen Fruchthofes enthält noch die Primitivrinne in der Gestalt, wie dieselbe auch auf einer früheren Entwicklungsstufe erscheint, während die vordere, noch ohne weitere Komplikationen, den ausgezeichnet abgesonderten Kopffortsatz enthält. Die Ausmessungen dieser Keimscheibe betragen 9 und 11 mm; der Durchmesser des hellen Fruchthofes ist 3 mm; die Länge des Kopffortsatzes, an dessen hinteren Ende eine Vertiefung geblieben ist, beträgt 1 mm und die Länge der Primitivrinne 1,5 mm.

Bevor ich die hier mitgetheilten Thatsachen resumire, welche ich aus dem von mir persönlich gesammelten Material erhalten habe, will ich noch auf die Präparate hinweisen, welche sich auf die Entwicklung der Ente beziehen und die schon vor langer Zeit von meinem nächsten Mitarbeiter, Herrn Eismond gesammelt worden sind. Ich hatte schon Gelegenheit mich auf dieselben zu beziehen (3) und gegenwärtig werde ich mit der Einwilligung des Autors diejenigen von ihnen beschreiben, welche in Verbindung mit den angegebenen Thatsachen ein vollständigeres Bild der primitiven Entwicklung der Ente geben.

a. Eine in der Transversalrichtung mehr als der Längenachse nach ausgedehnte Keimscheibe[1]. Diese im Allgemeinen für das Blastoderm der Vögel ausgeschlossene Form kommt bei den Enten nicht selten vor, wie man es aus der Fig. 1, Taf. IX dieser Abhandlung sieht, und hat Bedeutung beim Vergleiche mit den entsprechenden Entwicklungstadien der Reptilien. Der helle Fruchthof ist abgesondert; der dunkle hat unregelmäßige Umrisse; unter dem

[1] Textfig. 32 des russischen Textes. Arbeiten aus dem zootom. Laboratorium der Universität Warschau. Heft XXIII.

Blastoderm sind an verschiedenen Stellen Dotterelemente angeklebt. In der hinteren Hälfte des hellen Fruchthofes tritt eine unklar begrenzte ektodermale Verdickung hervor, welche die Grenze des dunklen Fruchthofes fast erreicht und der von uns oben beschriebenen gleicht (Taf. IX, Fig. 1), jedoch vielleicht ein etwas späteres Entwicklungsstadium bildet. Dieses Präparat steht KOLLER's Fig. 2 (Stadium II) sehr nahe (4).

b. Ein anderes Präparat, welches im Allgemeinen dieselbe Entwicklungsstufe bot, hatte eine ganz andere Form des hellen Fruchthofes, nämlich eine der Längenachse nach ausgedehnte und hinten etwas gespitzte. Das Interesse dieses Präparates besteht darin, dass die ektodermale Verdickung in der hinteren Hälfte des hellen Fruchthofes mehr koncentrirt ist und den Charakter des Primitivknotens erworben hat (3, p. 224, Fig. 13). Im Vergleich mit unseren oben beschriebenen Präparaten zeigt dieser Knoten eine schärfer ausgedrückte Form der von uns auf der Fig. 8, Taf. X angegebenen Bildung (*p*).

c. Ein ausgezeichnetes Beispiel der Bildung des Primitivknotens in der Mitte des hellen Fruchthofes mit weiteren Komplikationen von palingenetischem Charakter in Form des Prostoma bietet die von EISMOND auf der XIV. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Pavia demonstrirte Keimscheibe der Ente[1]. Dieses Präparat ist in Verbindung mit den oben angeführten von großem Interesse im Vergleiche mit den Angaben von der primitiven Entwicklung der Reptilien und der Säugethiere (3, p. 223 und 224, Fig. 10).

d. Endlich kommt das Präparat, welches in der Beziehung wichtig ist, dass darin der Anfang der Umwandlung des Primitivstreifens in die Primitivrinne klar ist (3, p. 222, Fig. 6); es folgt unmittelbar nach der auf der Fig. 3, Taf. IX dargestellten Keimscheibe. Der längs dem hinteren Rande ausgedehnte helle Fruchthof enthält in seinem Centrum das verdickte Ende des Primitivstreifens, von wo sich in der Schwanzrichtung die allmählich schwächer werdende und die Grenze des hellen Fruchthofes bei Weitem nicht erreichende Primitivrinne dehnt. In dieser Form bietet dieses Präparat eine große Ähnlichkeit mit der von uns früher beschriebenen Keimscheibe der Krähe (5, Taf. XXXV, Fig. 4), wie auch mit der Keimscheibe des afrikanischen Straußes (3, p. 222, Fig. 5).

---

[1] Verhandlungen, 1900, p. 214. Demonstr. 3.

Auf Grund der angeführten Thatsachen kann die erste Entwicklung der Hausente auf folgende Weise kurz formulirt werden.

1) Die erste Differenzirung in dem Blastoderm, welches bebrütet wird, zeigt die Absonderung des hellen Fruchthofes und darin, näher zum hinteren Rande, das Auftreten der scheibenartigen ektodermalen Verdickung.

2) Das sich allmählich vom Centrum zur Peripherie absondernde Ektoderm hat die größte Dicke in der Mitte der oben erwähnten Verdickung (32—43 μ und mehr).

3) In der Mitte der letzteren tritt ein bestimmter begrenztes Inselchen, der Primitivknoten, auf, welcher für die Hausente eine beständigere Bildung zu sein scheint, als nach unseren Beobachtungen für andere Vögel.

4) Der Primitivknoten erscheint als Ausgangspunkt für die Bildung des Primitivstreifens, welcher sich dann allmählich in der Schwanzrichtung differenzirt, manchmal dabei die Grenze des dunklen Fruchthofes erreicht, manchmal aber noch früher sich in derselben Ordnung, d. h. vom Centrum aus in die Primitivrinne verwandelt. Das vordere Ende dieser Bildungen ist immer klarer ausgedrückt als das hintere.

5) Einige Thatsachen in der Entwicklung der Hausente (die in der Transversalrichtung ausgedehnte Form der Keimscheibe und des hellen Fruchthofes, die Bildung des Prostoma etc.) nähern dieselbe einerseits den Reptilien, andererseits (die Erscheinung des Primitivknotens vor der Bildung des Primitivstreifens) den Säugethieren (BONNET).

II.

Thatsachen aus der ersten Entwicklung der Seeschwalbe (Sterna hirundo).

Während meines Aufenthaltes in Kiel auf der XII. Versammlung der anatomischen Gesellschaft benutzte ich die Gelegenheit, frische Eier der Seeschwalbe (*Sterna hirundo*)[1] zu bekommen. Ein Theil der Eier (10 Stück) wurde unbebrütet geöffnet; eine andere Portion jedoch (12 Eier) wurde im Thermostat während 10—17 Stunden bei

[1] Die Eier wurden in einer Esswarenhandlung von Kiel gekauft, welche sie durch Publikationen in den Zeitungen als »feinste Saisonneuigkeit« ausbot, und an demselben Tage untersucht. Bestimmt wurden sie (als *Sterna hirundo*) nach der Angabe von dem anwesenden Prof. v. KUPFFER, welcher selbst mit diesem Material zu thun gehabt hatte.

einer Temperatur von 35—40° C. bebrütet, womit ich mich Dank der Liebenswürdigkeit des Prof. FLEMMING und der freundlichen Hilfe seines Assistenten Dr. MEVES im Anatomischen Institut in Kiel beschäftigen konnte.

Alle Eier wurden in gleicher Weise bearbeitet (3%ige Lösung von Salpetersäure, allmähliches Übertragen in Spiritus) und in einer Mischung von Spiritus von 70° und von Glycerin zu gleichen Theilen aufbewahrt.

Da die Bearbeitung vor meiner weiteren Reise stattfand und die Präparate keine Zeit hatten genügend fest zu werden, erlitt ein Theil derselben (glücklicher Weise nicht viele) unterwegs einigen Schaden, doch war es leicht sie herzustellen, da jedes Präparat in einem besonderen Glasrohr mit Watte eingeschlossen war. Die große Anzahl karyokinetischer Figuren beweist, dass das Material wirklich ganz frisch und zur Entwicklung fähig war. Alle Keimscheiben hatten im Vergleich z. B. mit denen des Huhnes, einen normalen Charakter, und ihre fernere Entwicklung fand nach demselben Plane statt, welcher sich sogar in dem unbedeutenden Material ausgedrückt hat, welches zu meiner Verfügung stand. Nur ein Ei war sichtlich anormal und von unzweifelhaftem theoretischem Interesse.

---

1) Die kleinste von den von mir studirten Keimscheiben der Seeschwalbe hatte einen Durchmesser von ungefähr 3 mm[1]; sie war vacuolisirt und augenscheinlich zur Entwicklung unfähig. Von den zwei anderen, auch unbebrüteten, hatte das eine eine Keimscheibe von 3,5 mm und das andere eine von 4 mm im Durchmesser, so dass im Allgemeinen das Blastoderm in den Eiern der Seeschwalbe größer, als das des Hühnereies auf dem entsprechenden Entwicklungsstadium erscheint. Die beiden letzteren Keimscheiben haben einen noch sehr primitiven Charakter und unterscheiden sich wenig von einander in der inneren Differenzirung. Die allgemeine Form der Keimscheiben ist eine in der Längsachse etwas ausgedehnte; ihre Mitte nimmt der scharf abgesonderte helle Fruchthof von kreisförmigem Umriss ein, wobei der vordere Rand des dunklen Fruchthofes schmaler als der hintere ist. So gab die kleinere der Keimscheiben folgende Ausmessungen: die Breite des vorderen Randes des dunklen Fruchthofes betrug 0,7 mm, die Länge des hellen Fruchthofes 1,7 mm und die Breite des hinteren Randes des dunklen Fruchthofes 1,1 mm (Taf. X, Fig. 12), was

[1] Alle Ausmessungen beziehen sich auf Präparate in Kanadabalsam.

zusammen die 3,5 mm Länge der ganzen Keimscheibe ausmacht. Schon beim Studiren des Flächenpräparates wird es klar, dass das Dotterentoderm sich ganz abgesondert hat, auch zeichnet sich schon im Ektoderm die allgemeine mittlere Verdickung aus, welche bei der Keimscheibe von 4 mm klarer ausgeprägt ist und näher zum hinteren Rande der Keimscheibe liegt.

Dass in Wirklichkeit die verhältnismäßig bedeutende Größe der Keimscheiben der frühen Entwicklungsstufe eigen ist, beweist die Anwesenheit zahlreicher Dotterkörner in allen Elementen, wie man es auf den Schnitten der Keimscheibe beobachtete, welche etwa 4 mm lang, 3,25 mm breit war, bei einer Länge des hellen Fruchthofes von 1,75 mm.

Zu derselben Kategorie von primitivem Charakter muss auch ein Präparat von ungefähr derselben Größe gehören, welches von außen keine sichtbaren Komplikationen bot, jedoch reich an karyokinetischen Figuren im Ektoderm war, was auf sein Bereitsein zu ferneren Entwicklungen hinweist. Die Längsschnitte zeigten die vollständige Ausbildung des Dotterentoderms und der sekundären Segmentationshöhle (Taf. X, Fig. 13); wie es sich erwies, war das Ektoderm an den Rändern, d. h. längs der Peripherie des hellen Fruchthofes, 20—25 μ dick und erreichte im mittleren, der allgemeinen ektodermalen Verdickung entsprechenden Theile, 40 μ. Der dickste Theil nahm das Gebiet von der Mitte des hellen Fruchthofes nach der Seite des hinteren Endes ein (Taf. X, Fig. 13); die Verdickung erreichte jedoch nicht den dunklen Fruchthof und ging vor demselben unmittelbar (Taf. X, Fig. 14) ins Ektoderm über, welches erst 25 μ dick war und dann näher zur Peripherie bedeutend weniger. Da dieses Präparat die erste Entwicklungsstufe im Ektoderm bietet, so ist augenscheinlich die Verdickung des letzteren, welche in der ferneren Entwicklung als Ausgangspunkt der morphologischen Bildungen erscheint, in ihrer Entstehung mit irgend welchen Komplikationen längs dem hinteren Rande der Keimscheibe gar nicht verbunden. Die Verdickung, welche sich hier am bestimmtesten excentrisch in der Schwanzrichtung hin ausgedrückt hat, erscheint als Übergangskennzeichen zu der folgenden Kategorie von Präparaten, wo wir es mit dem allmählichen Erscheinen des Primitivstreifens zu thun haben werden.

2) Als erste in der Reihenfolge erwähnen wir die Keimscheibe von etwa 4 mm im Durchmesser mit einem 1,75 mm langen hellen Fruchthofe. Es erwies sich ganz klar auf diesem Präparate (Taf. X,

Fig. 15), dass die Verdickung des Ektoderms am klarsten im hinteren Gebiet des hellen Fruchthofes auftritt; dieselbe hat noch keine bestimmten Umrisse, wird aber durch die Menge der karyokinetischen Figuren charakterisirt; ihre Länge beträgt etwa 0,5 mm.

Auf dem folgenden Präparate hat diese Verdickung schon einen bestimmteren Charakter erworben. Die Keimscheibe hatte einen Durchmesser von etwa 4 mm, der helle Fruchthof war etwa 2 mm. Die Längsschnitte bewiesen, dass das Ektoderm an den Rändern 20 μ oder etwas mehr dick ist; die Verdickung hat eine sichtbar excentrische Lage (Taf. X, Fig. 16) und erreicht die bedeutendste Dicke von 50 μ, wobei sie in diesem Punkte von der Oberfläche etwas eingestülpt erscheint. Die ganze Verdickung ist etwa 1 mm lang und erreicht hinten den dunklen Fruchthof nicht, wobei sie vorn 30 μ nicht übertrifft; die am meisten verdickte Stelle jedoch nimmt nur einen Raum von etwa $^1/_3$ mm im Durchmesser ein; ihre Ränder gehen allmählich in das sie umgebende verdickte Ektoderm ein, und sie bietet augenscheinlich den ersten Schritt zur Bildung des Primitivstreifens; ihrem Charakter gemäß kann man dieselbe hier besser als in irgend welchem anderen Falle Primitivknoten nennen.

Die Umwandlung des Primitivknotens in den Primitivstreifen beobachten wir auf folgendem Präparate. Der Durchmesser der Keimscheibe betrug 4,5 mm, der des hellen Fruchthofes 2 mm. Schon beim Studiren des Flächenpräparates trat klar im hellen Fruchthofe die mittlere Verdickung des Ektoderms hervor, und in seiner hinteren Hälfte, in einer Entfernung von 1 mm vom vorderen Rande des hellen Fruchthofes erschien ein sich nach hinten als allmählich schwächer werdender Streifen ziehendes Inselchen (Taf. IX, Fig. 5). Die medianen Längsschnitte gaben das typische Bild des Primitivstreifens (Taf. X, Fig. 17). Das Dotterentoderm steht auf der ganzen Ausdehnung ab und berührt denselben nur unten im Gebiete des Primitivstreifens; stellenweise sieht man darin Inselchen von Dotterballen, welche man auch beim Studiren in toto bemerkt hatte. Die Dicke des Ektoderms an der Peripherie beträgt etwa 20 μ, im Gebiete der Verdickung, mit Ausnahme des Primitivstreifens, 37—38 μ und endlich am vorderen Ende des Streifens 48—50 μ. Die Ektodermzellen, welche in der Verdickung den Charakter des Cylinderepitheliums haben, erscheinen im Gebiete des Primitivstreifens, an seinem Boden, locker liegend, und in diesem Falle beginnt schon augenscheinlich die Bildung des Mesoderms.

Wie man aus dem Schnitte sieht (Taf. X, Fig. 17), erreicht die

Verdickung hinten den dunklen Fruchthof nicht; eben so erreicht in der hinteren Richtung der am vorderen Ende klarer ausgedrückte Primitivstreifen kaum die Grenzen der Verdickung. Es ist kaum möglich etwas dagegen zu sagen, dass der Primitivstreifen in dieser Form, im Vergleich mit dem vorhergehenden Präparate, die nächste Entwicklungsstufe bietet und gleichzeitig, als morphologische Bildung, hier eine elementarere ist: augenscheinlich hat sich auch hier vorläufig aus der Verdickung der Primitivknoten abgesondert, welcher später begonnen hat sich in der Richtung nach hinten zu differenziren. Es kann hier keine Rede von der primitiven Verbindung des Primitivstreifens mit dem Gebiete auf der Grenze des dunklen und des hellen Fruchthofes sein; die dunklen Inselchen, welche auf der Photographie (Taf. IX, Fig. 5) das hintere Ende des Primitivstreifens zu ergänzen scheinen, werden hier durch die von unten durchschimmernden Anhäufungen der Dotterelemente bedingt.

3) Die folgende Entwicklungsstufe des Primitivstreifens beobachten wir auf der Keimscheibe, welche Ausmessungen von 4,5 und 5,0 mm hatte, und welche also eine neue Kategorie von Präparaten einleitet, wo der Primitivstreifen schon als ganz bestimmte Bildung erscheint. Der helle Fruchthof dieses Präparates hatte einen Durchmesser von etwa 2 mm. Der Primitivstreifen war 0,5 mm lang und stand von der vorderen Grenze des hellen Fruchthofes um mehr als 1 mm ab; sein vorderes Ende ist viel schärfer ausgedrückt als das allmählich schwächer werdende hintere. Leider wurde dieses Präparat zerstört, bevor man es abgezeichnet hatte, wesentlich jedoch unterschied es sich nicht viel (nämlich im Grade der Absonderung des Primitivstreifens) von dem auf der Fig. 6, Taf. IX dieser Arbeit dargestellten Präparat.

Die Keimscheibe dieses letzten hatte einen Durchmesser von 5 mm; der helle Fruchthof war 2 mm; in demselben, welcher nach dem hinteren Ende etwas ausgedehnt ist, tritt die ektodermale Verdickung hervor, und in der hinteren Hälfte der letzteren etwas nach links von der mittleren Achse erscheint der scharf begrenzte, 0,65 mm lange Primitivstreifen; derselbe steht vorn um 1 mm und hinten um 0,2 mm von der Grenze des hellen Fruchthofes ab. In dieser Form erscheint der Primitivstreifen auf den Präparaten, welche ich zu meiner Verfügung hatte, am schärfsten ausgedrückt; jedoch hat sich hier der Weg der weiteren Entwicklung in demselben, in Verbindung mit der Verlängerung des hellen Fruchthofes schon ganz bestimmt ausgeprägt, und die beschriebenen Präparate genügen voll-

ständig für unseren Zweck: den Charakter des Auftretens und der ersten Gestaltung dieser Bildung zu bestimmen.

Als Ergänzung zu den mitgetheilten Thatsachen der normalen Entwicklung füge ich die Beschreibung von zwei Keimscheiben der Seeschwalbe an, welche ein gewisses Interesse für die Werthschätzung der zu vergleichenden Thatsachen in der primitiven Entwicklung der Vögel bieten.

Die erste von diesen Keimscheiben ist auf der Fig. 18, Taf. X abgebildet, welche eine genaue Kopie des Präparates bietet; ihr Durchmesser betrug etwa 4,5 mm, und der des hellen Fruchthofes etwa 2 mm; letzterer war fast vollständig durch die ektodermale Verdickung eingenommen.

Nach dem Öffnen des Eies nach der Bebrütung sah man noch im frischen Zustande auf der Keimscheibe, welche einen Durchmesser von etwa 4,5 mm hat, näher zu ihrem hinteren Rand, scheinbar eine ovale Öffnung. Nach der Abnahme der Keimscheibe vom Dotter schimmerte diese Stelle ringförmig durch[1]. Das spätere Studiren des fertigen Präparates in Kanadabalsam zeigte, dass im oben beschriebenen Bild in Wirklichkeit nicht so viel von besonderen Veränderungen im Ektoderm besteht, wie es Anfangs schien, als von einer besonderen sackförmigen Einstülpung im Dotterentoderm (Taf. X, Fig. 19). Diese Einstülpung war nach der subgerminalen Höhle gerichtet und folglich im frischen Zustande eine mit Flüssigkeit gefüllte Blase, welche durch das in diesem Gebiete etwas verdünnte Ektoderm durchschimmerte; im letzteren, an der Stelle nämlich, wo es die Ränder der Einstülpung des Dotterentoderms berührte, ist eine schmale kreisförmige Verdickung sichtbar. Es ist bemerkenswerth, dass diese Bildung sich gerade da befindet, wo der Primitivstreifen sein sollte: die erwähnte ektodermale kreisförmige Verdickung ist 0,4 mm vom hinteren und 1 mm vom vorderen Rande des hellen Fruchthofes entfernt; sie hat eine Länge von 0,27 mm und eine Breite von 0,3 mm (Taf. X, Fig. 18), während die derselben entsprechende Einstülpung im Dotterentoderm 0,3 mm lang und bis 0,4 mm breit ist (Taf. X, Fig. 19).

Augenscheinlich ist im angegebenen Falle keine monströse Veränderung des Primitivstreifens, sondern eine Bildung vorhanden,

---

[1] In dieser Form erinnerte der Ring sehr an das Prostoma der Reptilien und wurde als solcher einigen Mitgliedern der XII. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft gezeigt, welche der Herstellung des Präparates beiwohnten.

welche denselben vielleicht ersetzt hat und von ganz anderer Herkunft ist.

Ein anderes hier zu erwähnendes Präparat bezieht sich auf die zweite von den oben angegebenen Kategorien. Der Durchmesser der Keimscheibe beträgt 4 mm, der des hellen Fruchthofes etwa 2 mm; letzterer ist von der in der hinteren Hälfte stärker ausgebildeten ektodermalen Verdickung vollständig eingenommen. Beim Studiren des Flächenpräparates wird das Bild durch durchschimmernde Anhäufungen von Dotterelementen verwickelt. Näher zum hinteren Rande, in einer Entfernung von etwa 0,3 mm (Taf. X, Fig. 20), sondert sich ein kompakteres Inselchen — augenscheinlich die erste Anlage des Primitivknotens und daneben eine kleine Falte ab. Dieselbe nöthigt uns, eben dieses Präparat zu den missgebildeten zu rechnen; die Bildung der Falte hat augenscheinlich ihre Ursache in dem zu schnellen lokalen Wachsthum im Vergleich mit dem zurückgehaltenen auf der Peripherie, wie wir es früher (1, 2) bei dergleichen Abweichungen in den Keimscheiben des Huhnes angegeben haben.

Das sich auf die Entwicklung der Seeschwalbe beziehende und von uns beschriebene Material ist also folgenden Inhalts:

1) Unbebrütete Keimscheiben von 3,25—3,5 mm im Durchmesser, deren heller Fruchthof entweder sich noch nicht vollständig abgesondert hat, oder sich nur etwas absondert und in diesem Falle weniger als 2 mm im Durchmesser beträgt (1,7 mm).

In einem solchen sich absondernden hellen Fruchthofe kann man schon eine scheibenartige ektodermale Verdickung bemerken (bis 40 μ), deren Centrum sich etwas näher zum hinteren Ende befindet, welches durch den breiteren Rand des dunklen Fruchthofes leicht zu bestimmen ist. Man beobachtet diese Differenzirung ausgeprägter und beständiger auf Keimscheiben von 4 mm im Durchmesser, deren heller Fruchthof sich im Durchmesser allmählich bis zu 2 mm vergrößert.

2) Auf den am meisten entwickelten Keimscheiben sondert sich in der oben erwähnten Verdickung ein ektodermales Inselchen, der Primitivknoten ab, aus welchem sich auf der Keimscheibe von 4,5 mm im Durchmesser, schon in der Schwanzrichtung der Primitivstreifen zu bilden anfängt.

3) Der Primitivstreifen, welcher auf Keimscheiben von 5 mm im Durchmesser vollständig entwickelt ist, erreicht auf den von uns

studirten Präparaten den dunklen Fruchthof nicht und ist im vorderen Ende schärfer ausgedrückt als im hinteren.

Schluss.

Wenn wir die oben angegebenen Resultate des Studiums der ersten Entwicklung der Wasservögel (der Hausente und der Seeschwalbe), eben so wie die früher publicirten Beobachtungen über die erste Entwicklung der Krähe (5) vergleichen, so können wir ohne Schwierigkeiten annehmen, dass die von uns ausgearbeitete Entwicklungsnorm im Hühnerei (1) sich auch, mit geringen Eigenthümlichkeiten bei den einzelnen Gruppen, auf die Entwicklung anderer Vögel bezieht.

Überall drückt sich der Anfang der morphologischen Differenzirung in der Bildung der mittleren ektodermalen Verdickung aus. Die streng centrale Lage derselben ist nicht unbedingt nöthig; im Gegentheil, bei den Wasservögeln versetzt sich dieselbe deutlich zum hinteren Rande, hat aber keine organische Verbindung mit dem an den hellen und dunklen Fruchthof grenzenden Gebiete.

Eine neue Thatsache im Vergleich zum Huhn ist die Bildung des Primitivknotens, welcher augenscheinlich häufig bei der Krähe und beständiger bei der Ente und der Seeschwalbe vorkommt; beim Huhn beobachtet man diese Bildung als eine sehr seltene Abweichung von der gewöhnlichen Norm. Ihre Erscheinung hat jedenfalls einen palingenetischen Charakter und muss in der Entwicklung der Vögel als eine wichtige, der Bildung des Primitivstreifens vorangehende Thatsache bezeichnet werden. In der normalen Entwicklung des Huhnes fällt diese Erscheinung aus, — ein neuer Beweis dafür, dass die am meisten zugängliche Entwicklung des Hühnerkeimes zur Bestimmung der typischen Entwicklungskennzeichen der Vögel sehr unpassend ist.

Das Wachsthum des Primitivstreifens beginnt aus der Mitte der Verdickung oder aus dem Primitivknoten und richtet sich nach der Seite des Schwanzes hin; auf dieselbe Weise bildet sich darin die Primitivrinne.

Das vordere Ende dieser Bildungen, welches zuerst erscheint und immer klarer als das hintere ausgedrückt ist, bewahrt augenscheinlich vorzugsweise die palingenetische Bedeutung, indem es dem Urmunde der Reptilien entspricht, dessen Form dasselbe in einigen Fällen annimmt (3, p. 224, Fig. 10, 11). Ihr ganzes mittleres und vorderes Ende erscheint folglich für die Vögel und wahrscheinlich auch für die Säugethiere, als eine neue Erwerbung.

Nachtrag.

Im Nachtrag zu den vergleichenden Angaben, welche die erste Entwicklung der Vögel betreffen, möchte ich außer den früheren Beobachtungen von C. v. KUPFFER (6)[1], HOFFMANN (7)[2] und DUVAL (8)[3], hier noch einige Litteratur anführen, welche bis jetzt nur wenig bekannt ist, und auch einzelne eigene Beobachtungen hinzufügen.

Erstens meine ich die Notiz von JANOŠIK (9), welche er in seiner Abhandlung über die Entwicklung der Eidechse bezüglich des Blastoderms vom Sperling gemacht hatte. Der Verfasser führt an (l. c. p. 194), dass alle Blastodermzellen nach der Furchung gut gegen den Dotter hin abgegrenzt sind. Anfangs sondert sich eine Zellenschicht ab, welche das Ektoderm bildet und über dem Dotter weiter als die ganze Masse der darunter liegenden Zellen wächst. Diese Masse bildet später das Entoderm; einige Zellen davon werden als Mesodermzellen aufgefasst. Zu der Zeit, wann die subgerminale Höhle sich bildet, findet JANOŠIK keine Verbindung zwischen jener und der Oberfläche des Blastoderms; dann kann also natürlich keine Invagination angenommen werden. In dieser Beobachtung ist für uns von Interesse, dass das schon abgesonderte Ektoderm, wie man es aus der Abbildung sehen kann (l. c. Taf. I, Fig. 5), in seiner Mitte verdickt erscheint. Das vom Verfasser beschriebene Stadium ist folglich kein frühes, und das Ei entwickelte sich wahrscheinlich schon einige Zeit, nachdem es abgelegt worden war.

Es ist mir persönlich gelungen, einige nicht bebrütete Eier von dem Rüttelfalk (*Tinnunculus vespertinus?*) zu studiren; das Blastoderm war in denselben schon bedeutend entwickelt und stellte eine Scheibe von 3 mm im Durchmesser dar. Die oberflächlichen Zellen waren von Dotterkörnern frei, aber das Ektoderm im Sinne des selbständigen Keimblattes war noch nicht abgesondert. Beim Studium des Präparates in toto unterscheidet sich die Blastodermmitte als eine Verdickung, in welcher etwas excentrisch ein von den unten angeklebten Dotterelementen stammender Flecken durchschimmerte. Auf den Schnitten stellt das Blastoderm eine kompakte Zellenplatte dar, welche mit ihren zugespitzten Rändern dicht am Dotter liegt; die subgerminale Höhle fängt nun an sich zu bilden und hat keine Verbindung mit der Oberfläche.

---

[1] Blastoderm von *Passer domesticus* (l. c. p. 137; Taf. VIII, Fig. 1—3, 6.)

[2] Knopf des Primitivstreifens bei *Anas todorna*, *Larus argentatus* (l. c. p. 12).

[3] Blastoderm der Singvögel.

Bei dem Falken haben wir folglich ein früheres Entwicklungsstadium als beim Sperling nach JANOŠIK's Beschreibung. Man beobachtet im Blastoderm noch keine Differenzirung, welche mit dem Auftreten des Primitivstreifens verbunden sein könnte, denn dazu ist die Absonderung des Ektoderms und die Bildung der mittleren Verdickung nothwendig, was JANOŠIK in seinem Falle so gut dargestellt hat (l. c. Taf. I, Fig. 5).

Es geht aus der Mittheilung von TICHOMIROFF (10) über die Entwicklung der Schwalbe hervor, dass die erwähnte Verdickung auch bei anderen, außer den von uns in dieser Richtung untersuchten, Vögeln dem Auftreten des Primitivstreifens vorausgeht. Der zweite Satz dieses Verfassers zeigt klar, dass die mittlere Ektodermverdickung an der Bildung des Primitivstreifens Antheil nimmt. Es ist jedoch zu bemerken, dass die Anschauungen von TICHOMIROFF über die Anfangsprocesse der morphologischen Differenzirung des Vogelblastoderms sich principiell von den von uns entwickelten unterscheiden.

SCHAUINSLAND (11) spricht von einer Platte bei *Fregata aquila* (l. c. p. 325).

Warschau, im Juli 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. P. MITROPHANOW, Beobachtungen über die erste Entwicklung der Vögel. Anatomische Hefte, herausgegeben von FR. MERKEL und R. BONNET. Heft 39. 1899.
2. Idem, Teratogenetische Studien. III. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. X. 1900.
3. Idem, Über die Gastrulationsvorgänge bei den Amnioten. Verhandl. der anatomischen Gesellschaft. XII. Versammlung in Kiel. 1898.
4. C. KOLLER, Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeimes etc. Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse der Akad. der Wissensch. Wien. LXXX. III. Abth. 1879.
5. P. MITROPHANOW, Über die erste Entwicklung der Krähe (*Corvus frugilegus*). Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 1901.
6. C. V. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern. Archiv für Anatomie und Entwicklungeschichte von HIS und BRAUNE. 1882.
7. C. K. HOFFMANN, Die Bildung des Mesoderms etc. Veröffentl. von königl. Akademie der Wissensch. Amsterdam. 1883.
8. M. DUVAL, De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Annales des sciences naturelles. Zoologie. Ser. VI. XVIII. 1884.
9. J. JANOŠIK, Quelques remarques sur le développement de *Lacerta agilis*. Bibliographie anatomique. Tome VI, f. 3. 1898.

10. A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte von *Clivicola riparia*. Tagebuch der Zool. Abth. der Gesellschaft der Naturfreunde und des zoologischen Museums in Moskau. Bd. II. Nr. 1/2. (Russisch.) 1894.

11. H. SCHAUINSLAND, Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anatom. Anzeiger. Bd. XV. Nr. 17/18. 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Photographische Aufnahme der Präparate in Kanadabalsam.

Fig. 1. *Anas domestica.* Keimscheibe der Hausente, welche $5\frac{1}{2}$ Stunde bebrütet war, mit einer scheibenartigen Verdickung des Ektoderms.

Fig. 2. Keimscheibe der Hausente; heller Fruchthof nach einer 11stündigen Bebrütung. Primitivknoten als Vorstufe des Primitivstreifens.

Fig. 3. Keimscheibe der Hausente; heller Fruchthof nach einer 11stündigen Bebrütung. Primitivstreifen (zu dunkel gedruckt).

Fig. 4. Heller Fruchthof aus der Keimscheibe der Hausente nach einer Bebrütung von 29 Stunden. Primitivrinne und Kopffortsatz.

Fig. 5. *Sterna hirundo.* Keimscheibe der Seeschwalbe nach etwa 10stündiger Bebrütung. Heller Fruchthof mit dem Primitivknoten.

Fig. 6. Keimscheibe der Seeschwalbe nach der etwa 17stündigen Bebrütung. Heller Fruchthof mit dem Primitivstreifen.

Tafel X.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, vorderer Rand des Blastoderms;
P, hinterer Rand des Blastoderms;
a.o, dunkler Fruchthof;
a.p, heller Fruchthof;
e, ektodermale Verdickung;
ec, Ektoderm;
en.v, Dotterentoderm;
l.p, Primitivstreifen;
m, Mesodermzellen (Fig. 11);
p, Primitivknoten;
v, Dotterballen (Fig. 14, 17);
ves, Blase unter dem Ektoderm (Fig. 18).

Ziffern mit μ begleitet (z. B. 25 μ, 32 μ etc.) zeigen die Dicke des Ektoderms in verschiedenen Stellen.

Die Fig. 1—11 stellen die Keimhaut der Hausente (*Anas domestica*), die Fig. 12—20 die der Seeschwalbe (*Sterna hirundo*) dar.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt der Entenkeimscheibe (Taf. IX, Fig. 1) nach einer $5\frac{1}{2}$stündigen Bebrütung. Vergr. 20mal. * das am meisten verdickte Ektoderm.

Fig. 2. Ein mit einem Sternchen (*) auf der Fig. 1 bezeichneter Theil desselben Schnittes. 100 mal vergrößert.

Fig. 3. Keimscheibe der Hausente, während $6\frac{1}{2}$ Stunden bebrütet; nach einer Skizze. 10mal vergrößert. Der Pfeil zeigt die Lage des Schnittes der folgenden Figur.

Fig. 4. Ein Stück des medianen Längsschnittes der Fig. 3. 100 mal vergrößert.

Fig. 5. Keimscheibe der Hausente, welche 9 Stunden bebrütet war. 10mal vergrößert.

Fig. 6. Die gleiche, nach 10stündiger Bebrütung, zum Theil aus den Schnitten rekonstruirt. 10mal vergrößert.

Fig. 7. Medianer Längsschnitt der Entenkeimscheibe nach $10^1/_2$stündiger Bebrütung. 30 μ die Dicke des vorderen, 80 μ die des hinteren Randes des dunklen Fruchthofes.

Fig. 8. Keimscheibe der Hausente nach einer 11stündigen Bebrütung. 10mal vergrößert.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt der Keimscheibe der Fig. 8. 30mal vergrößert.

Fig. 10. Ein hinterer Theil desselben Schnittes (Fig. 9) mit der Verdickung des Primitivknotens (*ec*; Fig. 8 *p*). 100mal vergrößert.

Fig. 11. Medianer Längsschnitt der Entenkeimscheibe, welche auf der Fig. 2 (Photographie), Taf. IX, dargestellt ist, nach 11stündiger Bebrütung. 100mal vergrößert.

Fig. 12. Keimscheibe der Seeschwalbe, unbebrütet. 10mal vergrößert.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt der gleichen Keimscheibe nach einer halbtägigen Bebrütung bei einer Temperatur von 35°—40° C. 20mal vergrößert.

Fig. 14. Ein Stück von dem Schnitte, welcher dem der Fig. 13 ähnlich war. 100mal vergrößert. Hinterer Theil der ektodermalen Verdickung (38 μ).

Fig. 15. Keimscheibe der Seeschwalbe vor der Primitivknotenbildung. 10mal vergrößert.

Fig. 16. Medianer Längsschnitt einer ähnlichen Keimscheibe mit der Primitivknotenverdickung (50 μ). 20mal vergrößert.

Fig. 17. Ein hinterer Theil des medianen Längsschnittes der Keimscheibe von der Seeschwalbe (Taf. IX, Fig. 5) mit dem Primitivknoten (*p*). 100mal vergrößert.

Fig. 18. Keimscheibe der Seeschwalbe mit einer subektodermalen Blase (*ves*) an der Stelle des Primitivknotens. Ca. 12mal vergrößert.

Fig. 19. Dotterentodermplatte aus derselben Keimscheibe (Fig. 18). Ca. 25mal vergrößert. Im hinteren Theile sieht man eine blasenartige, unten in die subgerminale Höhle gerichtete Einstülpung.

Fig. 20. Keimscheibe der Seeschwalbe mit einer knotenartigen Verdickung (*p*) und einer Falte (†) im hinteren Theile des hellen Fruchthofes. 10mal vergrößert.

Über das Verhalten der Nerven im Epithel der Säugethierzunge.

Von

Dr. Eugen Botezat.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Czernowitz.)

Mit Tafel XI.

Die Zunge der Säugethiere ist namentlich in Bezug auf ihre Innervation schon seit langer Zeit sehr oft Gegenstand mikroskopischer Untersuchung gewesen. Seit der Entdeckung der Geschmacksknospen durch G. SCHWALBE und CH. LOVÉN (1867) koncentrirte sich die Beobachtungslust der Forscher fast nur auf diese Organe, über deren Beschaffenheit und Innervation im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten zur Geltung kamen. Nur wenige Arbeiten behandeln die Zunge im Allgemeinen, beziehungsweise die Vertheilung und Endigungsweise der Nerven in den einzelnen Zungenpapillen; so die Arbeiten von ROSENBERG[1] und ROESKE[2]. Letzterer berücksichtigt namentlich die Innervation der pilzförmigen Papillen. Am allerwenigsten hat wohl die Unterseite der Zunge die Aufmerksamkeit der Untersucher erregt. Die Methoden, nach welchen die Nerven des in Rede stehenden Organs untersucht wurden, sind sehr verschieden; am meisten wurde die Chlorgold- und die GOLGI'sche Methode zur Anwendung gebracht. Nur relativ Wenige haben die Methylenblaumethode angewendet, so ARNSTEIN[3] und ROESKE.

[1] L. ROSENBURG, Über Nervenendigungen in der Schleimhaut und im Epithel der Säugethierzunge. Sitz.-Ber. d. K. A. d. Wiss. Bd. XCIII, 1886. III. Abth.

[2] H. ROESKE, Über die Nervenendigungen in den Papillae fungiformes der Kaninchenzunge. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIV, 1897.

[3] A. ARNSTEIN, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Arch. f. m. Anat. Bd. XLI, 1893.

Nachdem ich an anderen Objekten mit der Methylenblaumethode gute Resultate erzielt hatte, versuchte ich es auch in diesem in Bezug auf die Nervenuntersuchung recht schwierigen Objekt, gewisse Fragen zu lösen und außerdem auch die Unterseite der Zunge auf ihre Innervation zu prüfen. Namentlich wollte ich feststellen, welche von den bisherigen Befunden sich durch die von mir geübte Nervenfärbung wiederfinden lassen. Zur besseren Orientirung beziehungsweise Darstellung der verschiedenen Gewebearten wurden die mit Methylenblau gefärbten und mit Ammoniummolybdänat fixirten Schnitte noch mit Pikrokarmin gefärbt. Die an solchen Schnitten auftretende Färbung ist sehr distinkt. Das Stratum corneum und theilweise auch das granulosum erscheint grünlichblau, das Stratum germinativum gelb und die Cutis röthlich; die Nerven behalten ihre schöne blaue Farbe. Als Untersuchungsthiere dienten mir hauptsächlich Hauskatzen; doch hatte ich genug Gelegenheit, auch an den Zungen anderer Thiere einschlägige Beobachtungen anzustellen: Igel, Maulwurf, Spitzmaus, Hund, Maus, Ratte, Kaninchen und Meerschweinchen.

Im Folgenden soll zunächst eine möglichst kurze Darstellung der bis jetzt bekannten Innervationsverhältnisse der Zunge gegeben und hierauf auf die eingehendere Beschreibung der eigenen Befunde eingegangen werden.

Wie bekannt, wird unser Organ vom Glossopharyngeus und vom Lingualis trigemini innervirt, welche sich in ein komplicirtes Geflecht von bald dickeren bald dünneren aus markhaltigen Fasern zusammengesetzten Bündeln auflösen. Diese Bündel liegen in der Schleimhaut der Zunge, theilweise noch zwischen den Muskeln und Drüsen und enthalten mikroskopische Ganglien. Die multipolaren Ganglienzellen, welche unter der Papilla foliata des Kaninchens von v. Lenhossék[1] beschrieben wurden, gehören nach diesem Autor dem Sympathicus an. Auch unter und in den Papillae circumvallatae finden sich Ganglienzellen vor. Aus dem genannten Schleimhautgeflecht treten um diese Thatsachen nach den einzelnen Papillenarten zu betrachten zunächst in die auf der ganzen Zungenoberfläche verbreiteten Papillae filiformes ein bis zwei kleine Nervenstämmchen aus relativ wenigen markhaltigen Nervenfasern bestehend ein, dringen unter Verlust der Myelinscheide in das Ephitel, um sich dort mit terminalen Zweigen zu verlieren. Am Grunde dieser Papillen wurden, namentlich in den vorderen Theilen der Zunge, Krause'sche und

[1] v. Lenhossék, Die Geschmacksknospen in den blattförmigen Papillen der Kaninchenzunge. Verh. d. Physik.-Med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. XXVII. 1893.

MEISSNER'sche Tastkörperchen vorgefunden. Auch MERKEL'sche Tastzellen sind von SEVERIN[1] im Epithel und namentlich im interpapillären Theil desselben beschrieben worden.

Die Papillae fungiformes zeichnen sich durch einen bedeutenderen Reichthum an Gefäßen und Nerven aus. In diese dringen mehrere Nervenbündel ein, welche gegen die Peripherie der Papille pinselförmig aus einander fahren, und mit dünnen, verzweigten Ästen einerseits in die sekundären Papillen eintreten, um als freie Fasern intraepithelial zu endigen, andererseits aber sich zu den hier vorhandenen, kleinen Geschmacksknospen begeben.

Den bedeutendsten Nervenreichthum haben, wie bekannt, die Papillae foliatae und circumvallatae aufzuweisen. Die Nerven, welche diese zwei Papillenarten versorgen, treten in sehr zahlreichen und recht mächtigen Bündeln in dieselben ein, wo sie sich in ein äußerst komplicirtes und sehr dichtes Geflecht auflösen. Dieses Geflecht nimmt nun an verschiedenen Endapparaten Antheil. Nach SERTOLI, RANVIER und DRASCH[2] betheiligt sich nur ein geringer Theil der Nerven an der Innervation der Geschmacksknospen, ein größerer Theil derselben begiebt sich zwischen und oberhalb der Knospen, um hier intraepitheliale Endigungen zu bilden. Diese verhalten sich in Allem so wie anderwärts die intraepithelialen Endigungen. Einerseits bilden sie geradeaus bis in die Nähe der Oberfläche emporsteigende Fasern, welche mit Endknöpfchen enden, andererseits finden sich solche Endigungen in den verschiedensten Höhen des Epithels, welche von baumförmig verzweigten Fasern herrühren. Schließlich wurden auch horizontal verlaufende Abzweigungen beobachtet, welche im Epithel endigen, eben so wie auch Fasern, welche von einer gewissen Höhe wieder nach abwärts steigend, in den tieferen Epithellagen endeten. Aus dem Angeführten geht hervor, dass die Zahl dieser intergemmalen Fasern, welche sich leicht darstellen lassen und die von den genannten Forschern als Netze bildend beschrieben wurden, was jedoch durch nach der GOLGI'schen Methode hergestellte Präparate widerlegt worden ist (LENHOSSÉK, V. EBNER), eine sehr bedeutende ist. In der knospenfreien Region finden sich regelrechte intraepitheliale Fasern, welche entweder direkt oder durch die sekun-

[1] SEVERIN, Untersuchung über das Mundepithel der Säugethiere mit Bezug auf Verhornung, Regeneration und Art der Nervenendigung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1885.

[2] DRASCH, Histologische und physiologische Studien über das Geschmacksorgan. Wiener Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Bd. LXXXVIII, III. Abth.

dären Papillen hindurch in das Epithel eindringen. Schließlich participirt das genannte Geflecht an der Innervation der Geschmacksknospen. An diesen werden peri- oder cirkumgemmale und intragemmale Fasern unterschieden. Letztere umspinnen einerseits die Deckzellen, andererseits die als eigentliche Geschmackszellen aufgefassten Axialzellen. Schließlich muss noch der von LENHOSSÉK[1] bei Fischen gefundenen, als Cupula bezeichneten Nervenendigung, welche übrigens von JOBERT und GRANDRY entdeckt, bei den Fischen von DOGIEL[2] und beim Hunde von ARNSTEIN und PLOSCHKO[3] beschrieben wurde, Erwähnung gethan werden, welche als ein Endbäumchen unterhalb der Geschmacksknospen aufgefasst wird.

Dass die Unterseite der Zunge auf ihre Innervirung von irgend einem Forscher untersucht worden wäre, ist mir nicht bekannt.

Ich schreite nun zur Darstellung meiner eigenen Befunde, welche sämmtlich mit Hilfe der Methylenblaumethode gemacht wurden.

Wenn es auch nicht im Rahmen dieser Schrift liegt, über die in der Zungenschleimhaut vorkommenden Ganglien und Tastkörperchen zu berichten, so muss ich dennoch erwähnen, dass ich mit Hilfe der von mir geübten Methode auch bei der besten Imprägnirung weder die einen noch die anderen Gebilde zur Darstellung gebracht habe, wobei ich noch bemerken muss, dass es auch nicht meine Absicht war, diese Gebilde aufzusuchen, sondern dass ich meine ganze Aufmerksamkeit dem epithelialen Verhalten der Nerven gewidmet habe. Hingegen — dies sei nebenbei bemerkt — habe ich vor Jahren in einem mit Chlorgold dargestellten Präparate aus der Zunge der weißen Maus noch zwischen den superficiell verlaufenden Muskelfasern einen DOGIEL'schen Nervenknäuel, wie er[4] solche Gebilde in der Conjunctiva bulbi des Menschen beschrieben hat, beobachtet. Ich glaube nicht, dass eine Täuschung möglich war, da die kreisrunde Bindegewebskapsel recht deutlich erkennbar, die in dieselbe eingedrungenen, schwarz tingirten Nervenfasern, welche hier einen vielfach gewundenen Verlauf genommen hatten, umschloss.

Der Nervenreichthum der Zunge ist ein sehr bedeutender, nament-

---

[1] Anat. Anzeiger. Bd. VIII. 1893.

[2] A. S. DOGIEL, Über die Nervenendigungen der Geschmacksendknospen der Ganoideen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.

[3] ARNSTEIN-PLOSCHKO, Die Nerven der Respirationsorgane. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.

[4] A. S. DOGIEL, Die Nervenendkörperchen in der Cornea und Conjunctiva bulbi des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

lich aber in den Papillen. Schon SERTOLI[1] berichtet über »ungeheuer viele« Nervenfasern in den kleinen pilzförmigen Papillen der Pferdezunge, zu welcher Bemerkung ROSENBERG (l. c. p. 182) Folgendes hinzufügt: »Doch die Abbildung, welche er (SERTOLI) von den Nerven der Papilla fungiformis gegeben hat, ist noch arm zu nennen im Verhältnis zur Nervenmenge, welche sich in den großen Seitenpapillen der Pferdezunge befindet.« Über seine bestgelungenen Präparate meldet er, dass »die Fasern, dicht neben einander liegend, vom Epithel nur wenig unbedeckt lassen«. Die durch den Zungenkörper verlaufenden Nervenstämme verzweigen sich sehr reichlich, und ihre Abkömmlinge dringen nach den verschiedensten Richtungen gegen die Zungenoberfläche hin, indem sie sich unaufhörlich theilen und wieder vereinigen, wodurch ein sehr komplicirtes, Anfangs recht weitmaschiges Geflecht entsteht, dessen Maschen sich später bei steter Vermehrung immer mehr und mehr verkleinern und so die muskelfreie subpapilläre, respektive (Unterseite) subepitheliale Schleimhaut erreichen, wo sie sich in einzelne Bündel oder Fasern auflösen, welche sich in die Papillen, beziehungsweise in das Epithel begeben. Während dieses Verlaufes umgreifen die Nerven Muskelbündel, wodurch eben die bekannten, mehr oder minder polygonalen Maschen entstehen. Stellenweise lösen sich wohl auch einzelne Fasern los, welche zwischen den Muskeln weiter ziehen, um entweder ungehindert weiter zu verlaufen, oder aber sich wieder mit irgend einem Bündel zu vereinigen. Dieser Nervenverlauf, welcher übrigens in ausgezeichneter Weise von ROSENBERG beschrieben worden ist, soll hier durch die Fig. 1 veranschaulicht werden. Ich bemerke ausdrücklich, dass der Nervenreichthum, welcher durch die Figur ersichtlich gemacht ist, nur ein verhältnismäßig geringer genannt werden kann.

Die letzten Auszweigungen des unter den Papillen respektive unter der Epithelgrenze befindlichen recht dichten Plexus begeben sich, wie bereits oben erwähnt, in die Papillen, in die zwischen diesen befindlichen Epitheleinsenkungen beziehungsweise an der Unterseite der Zunge in das fast keine Einsenkungen bildende Epithel.

Jene Nervenfasern, welche sich in die zwischen den Papillen befindlichen Epitheleinsenkungen begeben, verlieren ihr Mark, nehmen eine varicöse Beschaffenheit an und dringen öfters in gewundenem, seltener in geradem Verlaufe durch die Epithellage gegen die Oberfläche der Zunge vor. Auf dem Wege dahin geben sie häufig Lateral-

[1] SERTOLI, Osservationi sulle terminationi dei nervi del gusto. Gazetta medicoveterin. IV. 2. Deutsch in MOLESCHOTT's Unters. zur Naturlehre. XI, 4. 1874.

zweige ab, welche ebenfalls varicös sind und bald nach kürzerem bald nach längerem schrägen oder auch horizontalen Verlaufe ihr Ende finden. Die Hauptfasern finden ihre letzte Endigung im Stratum granulosum, in welchem sie sich in unscheinbaren blau gefärbten Punktreihen auflösen; übrigens färben sich in dieser Hautschicht neben diesen letzten Nervenenden auch die Eleidinkörner schön blau. Die Endigungen der in Rede stehenden Nerven gehören somit zu dem Typus der sogenannten »freien, intraepithelialen Endigungen«, von denen ich annehme, dass sie intracellulär sind. Namentlich sprechen jene Fasern für eine solche Endigungsweise, welche, wie sich ROSENBERG ausdrückt »einen korkzieherartig gewundenen Verlauf« nehmen. An solchen Fasern beobachtet man sehr häufig besonders an den Ecken entweder kleine Stielchen mit einem terminalen Köpfchen oder stiellose köpfchenförmige Anschwellungen, welche ich an anderen Orten, über die in einer anderen Arbeit berichtet werden soll, in die Epidermiszellen eindringen und daselbst in der Nähe des Kernes endigen sah. Was die MERKEL'schen Tastzellen, welche SEVERIN (l. c.) an dieser Stelle vorgefunden zu haben behauptet, betrifft, so bemerke ich, dass ich solche an dieser Stelle, wie überhaupt in der Zunge bisher noch nicht dargestellt habe, zweifle aber an deren Anwesenheit nicht, wenigstens nicht an solchen Stellen, wo die Papillen nur in beschränkter Zahl vorkommen, so z. B. am Zungenrande.

Zu den Nerven der Papillen übergehend, wende ich mich zunächst den Papillae filiformes zu. Über den Verlauf und die Endigungsweise der Nerven in diesen Papillen hat ROSENBERG mit Hilfe des Chlorgoldes sehr gute Resultate erhalten und dieselben auch in so erschöpfender Weise beschrieben, dass ich nichts weiter hinzuzufügen habe. Alle von ihm gemachten Befunde lassen sich mit der Methylenblaumethode nur bestätigen.

Während ROSENBERG sich hauptsächlich mit der Zunge des Pferdes beschäftigt hat, wählte ich namentlich die Katze als günstiges Objekt u. zw. namentlich wegen der Leichtigkeit der Beschaffung des Materials und wegen der Methylenblauinjektion. An der Katzenzunge finden sich hakenförmig gekrümmte, stark verhornte Papillae filiformes, welchen ich eine besondere Aufmerksamkeit schenkte, deren eine die Fig. 2 im Längsschnitte darstellt. Namentlich war ich neugierig, ob bei der starken Hornlage die Nerven in derselben Menge vorhanden wären und ob sie auch dasselbe Verhalten zeigen wie in den gewöhnlichen Papillae filiformes. Ich fand, dass sich auch

diese Art der Papillen durch einen »ungeheuren« Nervenreichthum auszeichnen. Die Nervenstämmchen treten gewöhnlich zu mehreren in das Bindegewebe dieser Papillen ein und zerfallen bald, ein wirres Geflecht bildend, in einzelne Fasern. Diese ziehen im Allgemeinen gegen die Oberfläche beziehungsweise Spitze der Papille strebend, nach den verschiedensten Richtungen hin, indem sie vielfache Anastomosen bilden und sich auch vielfach unter einander verflechten. Der ganze Habitus dieses Nervenverlaufes erinnert an jene Nervenfasermasse, welche bei demselben Thiere in den von mir als »Haupthöcker« bezeichneten Erhebungen der Gaumenleisten beschrieben wurde. Die Endfasern dieses Geflechtes, welche ebenfalls dem Typus der freien, intraepithelialen Endigungen zuzuzählen sind, verhalten sich so wie die vorher beschriebenen. Zu bemerken wäre noch, dass hier, wie auch sonst in den Papillae filiformes die Nerven weit in die fadenförmigen Fortsätze derselben hineindringen, wo sie intraepithelial endigen. Rosenberg beschreibt noch eine besondere Art von Nervenverästelung in den Papillae filiformes. Er sagt: »an den longitudinalen Fasern befinden sich manchmal etwas stärkere, knotige Verdickungen, und aus jeder derselben entspringt im Wirtel ein ganzes Büschel feiner Fasern, um nach kurzem Verlaufe mit einer starken Verdickung zu endigen«. Wiewohl Rosenberg dieses Verhalten »als eine für die Zunge seltene Form der Nervenverästelung« bezeichnet, lässt sich dennoch auch dieser Befund mit Methylenblau bestätigen u. zw. habe ich solche Verästelungen in den eben besprochenen stark verhornten Papillae filiformes der Katze beobachtet (Fig. 2 *x*). Hingegen möchte ich folgenden Ausspruch Rosenberg's nicht gerade wörtlich nehmen: »Betrachten wir nun in gut gelungenen Präparaten die beschriebene Nervenvertheilung an den fadenförmigen Papillen Fig. 3, so fällt uns sofort die Ähnlichkeit derselben mit dem Verhalten der Nervenfasern an den von Eimer beschriebenen Organen des Maulwurfrüssels auf. Noch auffallender wird diese Ähnlichkeit an jenen Papillen, welche auch einige dickere Centralfasern führen und man glaubt faktisch beim Anblick dieser Bilder, größere und etwas modificirte Eimer'sche Organe vor sich zu haben.« Es mag wohl in Bezug auf den Nervenverlauf irgend welche äußere Ähnlichkeit zwischen diesen Organen bestehen, die fadenförmigen Papillen aber mit den Eimer'schen Organen in irgend welche Beziehung zu bringen ist dennoch nicht möglich, da ja die Eimer'schen Tastapparate ganz anderer Natur sind als die fadenförmigen Papillen. Dort haben wir Epitheleinsenkungen vor uns, hier Cutispapillen, dort finden wir das

für die Epitheleinsenkungen an den nackten Hautstellen geradezu typische Auftreten von Tastmenisken, während dies hier nicht der Fall ist, u. s. f.

Die Papillae fungiformes anlangend, muss ich zunächst Einiges über deren Verhältnis zur Zungenoberfläche erwähnen. Roeske (l. c.) beschreibt diese Papillen eingehend und sehr zutreffend, macht jedoch eine Bemerkung, welche mir nicht zutreffend erscheint. Er sagt nämlich: »Die genannten Papillen stellen (Taf. IX, Fig. 3), abweichend von den Angaben Csokor's, keine über das Niveau der Zunge erhabenen Gebilde dar; vielmehr liegt ihre Oberfläche in einer Ebene mit der oberen Grenze des Zungenepithels. Die Papillae fungiformes des Kaninchens verdienen also mit Recht den Namen Papillen, während die übrigen sogenannten Papillen der Zunge Zotten (villi) heißen müssten, weil sie sich über die Oberfläche des Epithels erheben.« Es ist gegen die Figur, auf welche sich Roeske beruft, gar kein Einwand zu erheben, nur macht sie mir den Eindruck, dass sie einem Präparat entstammt, in welchem der Schnitt nicht median durch die Papille, sondern am Rande derselben geführt wurde. Wenn auch zugestanden werden muss, dass es durchaus nicht leicht fällt genaue Medianschnitte durch diese Gebilde zu führen und namentlich wenn dieselben, wie ich dies thue, aus freier Hand gemacht werden, so bin ich dennoch in der Lage dieser Arbeit zwei Figuren anzuschließen, welche augenscheinlich beweisen, dass die von Roeske gethane Behauptung unrichtig ist. Die genannten Figuren 3 und 4 stellen zwar auch nicht genaue Medianschnitte durch die Papillae fungiformes vom Kaninchen — also demselben Untersuchungsthiere, mit dem sich Roeske beschäftigte — beziehungsweise von der Katze dar, trotzdem kann man aber deutlich ersehen, dass sich dieselben bedeutend über das Niveau der Zungenoberfläche erheben. Ich muss also Csokor[1], Rosenberg u. A. beipflichten, dass die Papillae fungiformes eben so wie die übrigen Zungenpapillen im Sinne Roeske's ebenfalls »Zotten (villi)« sind.

In Bezug auf die Innervation dieser Papillen hingegen bestätigt Roeske im Allgemeinen die von Rosenberg beschriebenen Befunde und giebt im Besonderen eine genaue Beschreibung des Verlaufes und der Endigungsweise der Nerven beim Kaninchen. Danach zieht durch die Mitte der Papille ein von dem in der Mucosa und Submucosa gelegenen Plexus stammendes, aus 10—15 markhaltigen

[1] Csokor, Vergleichende histologische Studien des Geschmacksorgans der Haussäugethiere. Vierteljahrsschr. f. Veterinärkunde. Wien 1884.

Fasern bestehendes Nervenstämmchen gerade aus gegen die Oberfläche der Papille. Dieses Stämmchen theilt sich, in halber Höhe der Papille angelangt, in mehrere dünnere Bündel, welche ihrerseits diese Theilung so weit fortsetzen, bis wir ein Gewirr oder, wie es ROESKE nennt, ein Netz vor uns haben, das aus den vor ihrem Eintritt ins Epithel ihr Mark verlierenden, im bindegewebigen Theile der Papille noch myelinhaltigen Nervenfasern hervorgegangen ist. Die Endigungen dieser Nerven sind freie intraepitheliale beziehungsweise in Geschmacksknospen, welche in diesen Papillen in ziemlicher Anzahl vorhanden, jedoch klein sind und einen mehr oder minder rudimentären Eindruck machen. Zu dieser Beschreibung möchte ich noch hinzufügen, dass die vom Hauptstämmchen abzweigenden Nerven vor ihrem Eintritt ins Epithel ihren Weg dahin durch die sekundären bindegewebigen Papillen nehmen, eben so wie das Hauptstämmchen seinen Verlauf durch die bindegewebige primäre Papille nimmt (Fig. 3, 4). Außerdem treten noch dem Rande der Papille entlang, von den Seiten her kommend, bald einzelne, bald zu dünnen Bündelchen vereinigte Fasern in die Papillae fungiformes ein. Sie entstammen jenen Fasern, welche längs der Basalmembran zwischen Cutis und Epidermis verlaufen. Sehr deutlich sah ich dies an den Papillen der Maus (Fig. 5). Diese Figur entstammt einem Präparate, in welchem mit größter Deutlichkeit zu sehen ist, wie ein starkes Nervenstämmchen durch die Muskelbündel gegen den muskelfreien Theil der Mucosa emporzieht. An der Muskelgrenze angelangt sieht man es in drei Stämmchen zerfallen: das mittlere und zugleich das stärkste — bestehend aus etwa 30—40 Fasern — zieht gerade aus in die Papille, während die zwei anderen nach rechts und links abziehen. Das erstere, aus etwa vier bis fünf Fasern bestehend, verläuft eine Strecke längs der Muskelgrenze hin, begiebt sich dann nach oben gegen die Basis der Papillae filiformes, wo es an dem basalen Geflecht Theil nimmt. Das andere Bündel, aus etwa sieben bis acht Fasern bestehend, verläuft eben so, jedoch nach der entgegengesetzten Richtung; eine Faser dieses Geflechtes sieht man unterhalb einer Papilla filiformis mit einem mehr oder minder rundlichen, mit Methylenblau stark gefärbten, körnigen Körperchen aufhören. Es macht mir den Eindruck, als wäre dieses Gebilde ein Tastmeniscus — deutlich kann man diese Verhältnisse nicht erkennen, da der Schnitt etwas zu dick ausgefallen ist. Ich habe übrigens schon oben betont, dass ich an der Anwesenheit von Tastzellen, respektive Tastmenisken, mit SEVERIN nicht zweifle. Dagegen möchte ich das genannte Gebilde nicht als Ganglienzelle auf-

fassen, wie ich überhaupt schon erwähnt habe, dass ich diese Gebilde nicht dargestellt habe, wiewohl ein einziger Blick auf die Figuren beweist, dass es mir gelungen ist, die Zungennerven recht gut zur Darstellung zu bringen. Übrigens hebt auch Roeske am Schlusse seiner Arbeit hervor, dass auch er die von Fusari-Panasci und Rosenberg beschriebenen zahlreichen Ganglienzellen nicht habe zur Darstellung gebracht. Diese Gebilde werden auch in neuerer Zeit beschrieben, so von Marinescu[1]. Ich möchte es wirklich merkwürdig nennen, dass diese Gebilde nach der von mir geübten Methode nicht zum Vorschein kommen. — Dies gilt für alle Zungentheile.

Wir gelangen nun zu den Papillen und Wülsten, welche sich am Zungengrunde befinden, von denen wieder die Papillae circumvallatae und foliatae eine ganz besondere Bedeutung haben. In den hier befindlichen, beim Pferde polygonale Felder bildenden abgeflachten Papillen beschreibt Rosenberg ein doppeltes Endverhalten der sehr zahlreichen Nerven. Die einen dringen in die kleinen Papillae filiformes, wo sie das oben beschriebene Verhalten zeigen, die anderen aber, welche den Rand der Felder versorgen und in die sekundären Papillen eindringen, zeigen ein dem in den Papillae fungiformes beschriebenen Verlaufe ähnliches Verhalten. Diese Nerven habe ich eben so wie die von Rosenberg am Grunde der Rindszunge befindlichen großen, stumpf kegelförmig hervorragenden Epithelialzähne nicht untersucht, möchte aber trotzdem dem genannten Untersucher auf Grund seiner eigenen Beschreibung von dem eben erwähnten Geflechte am Zungengrunde hierin vollkommen beipflichten, dass es sich hier »um einen Reflexapparat handelt, dessen Erregung reflektorisch einen Schlingakt mit dem dazu gehörigen Verschluss der Respirationsöffnungen und eine fortschreitende Kontraktion des Ösophagus hervorruft«. Ferner beschreibt noch Rosenberg einen an den Seitenflächen der Zunge gelegenen, längsgerichteten Wulst, von welchem sehr lange aber weiche, zottenförmige Anhänge abgehen. Ich habe diese Zotten bei der Katze in Bezug auf ihre Innervirung untersucht und fand eben so wie Rosenberg, dass auch hier der Nervenreichthum ein sehr bedeutender ist. Die markhaltigen Nervenfasern treten in mehreren nicht sehr starken Bündeln in den bindegewebigen Theil dieser Anhänge ein, wobei sie, beziehungsweise die einzelnen Fasern, einen spiraligen oder zickzackförmigen Verlauf nehmen. Diese Bündel zerfasern sich immer mehr, und ihre Elemente treten immer spiralig

[1] Archiv f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1891.

verlaufend in verschiedenen Höhen in das Epithel ein, wo sie sich unter bekannten Modalitäten verlieren. Mit der besonderen Untersuchung der Papillae foliatae habe ich mich nicht befasst, weil diese schon gar so oft Gegenstand der Nervenuntersuchung gewesen sind. In letzterer Zeit hätte ich dies doch wegen eines an den Geschmacksknospen der Papillae vallatae gemachten und im Weiteren zu beschreibenden Befundes gern gethan, konnte aber wegen anderer Arbeiten leider nicht mehr dazu kommen.

Was aber die Papillae circumvallatae betrifft, so habe ich diese auf ihre Nerven hin öfters beobachtet. In dieser Beziehung habe ich zu dem bisher bekannten Verhalten der Nerven Weniges hinzuzufügen. Hervorheben muss ich aber, dass diese Papillen neben den foliatae wohl die nervenreichsten Stellen der Zunge sind. Auch habe ich beobachtet (*Felis*, *Talpa*), dass, entgegengesetzt der Meinung ROSENBERG's, nicht ein centraler, starker Nervenstamm in das Stroma der Papille eindringt, sondern dass es ihrer mehrere sind. Diese lösen sich in der Papille auf, und bei gut gelungener Imprägnirung kann man beobachten, dass das Stroma der Papille fast nur aus einem stark verfilzten Gewebe von Nervenfasern, zwischen denen Ganglienzellen eingelagert sein sollen, welche ich jedoch nie beobachtet habe, besteht. Ich konnte in einem solchen Gewirre feststellen (*Felis*), dass man zweierlei Nervenfasern unterscheiden kann: solche, die den gewöhnlichen, kontinuirlichen Verlauf zeigen und wie Fäden aussehen, und dazwischen andere, dünnere, welche, aus feinen Punktreihen bestehend, auf mich den Eindruck wie die Vasomotoren der Arterien oder das zierliche Geflecht im äußeren und inneren Balge, sowie im cavernösen Körper der Tasthaare, über welche bei anderer Gelegenheit des Näheren die Rede sein soll, machten. Unterhalb des Epithels verlieren die Nerven ihre Markscheide und begeben sich als Achsenfasern einerseits zu den Geschmacksbechern, andererseits zwischen dieselben, und, wo diese nicht vorhanden sind — in den oberen Theilen, sowie im oberflächlichen Theile derselben —, durch die sekundären Cutispapillen in das Epithel, wo sie als intraepitheliale Fasern das bekannte Verhalten zeigen. Man unterscheidet daher freie intraepitheliale Endigungen im außergemmalen Theile, intergemmale Endigungen — wie die ersteren jedoch zwischen den Geschmacksknospen gelegen — und solche, die zu den Geschmacksbechern in nähere Beziehungen treten. Von den intergemmalen Nerven der Ganoiden sagt DOGIEL (l. c.), dass sie »das Ansehen von Ästchen und Fäden verschiedener Dicke haben, in das

Epithel senkrecht eindringen und allmählich in eine Anzahl dünner Fädchen zerfallen. Die letzten theilen sich oftmals weiter und bilden, jede Zelle umspinnend, ein dichtes Geflecht.« Bei den von mir untersuchten Thieren, insbesondere bei der Katze, konnte ich nicht feststellen, dass diese Nerven die Zellen umspinnen und also ein dichtes Geflecht bilden, vielmehr verhalten sich dieselben so wie sonst die gewöhnlichen freien intraepithelialen Endigungen. Sie zeigen einen mehr oder minder gewundenen Verlauf, in den Ecken mit kurzgestielten Verdickungen und sind überhaupt mit vielen Varicositäten versehen. Diese Verdickungen scheinen mir wie anderwärts im Epithel intracellulär zu sein (Fig. 7 *nie*).

Bezüglich der Nerven, welche zu den Geschmacksbechern in Beziehung treten, konnte ich feststellen, dass wir hier die von RETZIUS, ARNSTEIN, v. LENHOSSÉK, DOGIEL und ARNSTEIN-PLOSCHKO bei Fischen beziehungsweise bei Säugethieren beschriebenen respektive vorausgesetzten Verhältnisse vorfinden.

Die perigemmalen Fasern betreffend stimmen meine Beobachtungen mit jenen überein, welche DOGIEL bei den Ganoiden beschreibt. Es handelt sich um ein recht dichtes, verworrenes Geflecht stark varicöser Achsenfasern, welches aus dem markhaltigen Geflecht des Papillenstromas hervorgeht (Fig. 6, 7 *npg*). Ich bemerke, mir dessen bewusst zu sein, dass das Geflecht in der Fig. 6 durchaus kein dichtes ist und, dass ich diese Figur wegen des später zu besprechenden subgemmalen Geflechtes gewählt habe, und was die Fig. 7 betrifft, so soll diese hauptsächlich die intragemmalen Nervenfasern und ihre Beziehungen zu den Geschmacks- beziehungsweise Deckzellen zur Darstellung bringen. Über die letzteren habe ich auch nichts Neues zu berichten, sondern ich kann bloß die von DOGIEL bei den Ganoiden und besonders von ARNSTEIN an den Geschmacksknospen der Papilla foliata des Kaninchens sowie die von ARNSTEIN-PLOSCHKO an der Epiglottis des Hundes beschriebenen Beobachtungen vollauf bestätigen. ARNSTEIN hat an Isolationspräparaten der mit Methylenblau gefärbten und mit Pikrokarmin fixirten Geschmacksbechern den Nachweis geliefert, dass nicht nur die Deckzellen derselben, sondern auch die axialen (Geschmacks-)Zellen von varicösen Achsenfasern umsponnen werden, welche dann an dem Geschmacksporus frei endigen, ohne etwa über den Rand desselben hinauszuragen. Auch aus meinen Präparaten ersieht man (mit dem Immersionssystem), dass die intragemmalen Fasern sich um die genannten Zellen emporranken, wobei sie Anastomosen bilden, welche eben so die Zellen umspinnend,

dem Porus zustreben. Wir haben es hier somit mit ähnlichen Innervationsverhältnissen zu thun, wie dies bei den GRANDRY'schen Körperchen beziehungsweise den Tastmenisken der Fall ist. Es sind Telodendrien, welche die Tast- beziehungsweise Geschmackszellen umgeben. Die Deck- und Axialzellen der Geschmacksknospen sind eben so wenig nervös wie die Tastzellen.

Schließlich muss ich noch eines besonderen Befundes gedenken, welcher zwar nicht neu ist, aber dennoch an den Knospen der Papillae circumvallatae noch von keinem Untersucher beobachtet (beschrieben) worden ist. Wie ich schon erwähnt habe, haben DOGIEL und v. LENHOSSÉK bei Fischen, ARNSTEIN und PLOSCHKO in der Epiglottis des Hundes unterhalb der Becher ein Nervengeflecht beschrieben, welches v. LENHOSSÉK Cupula nennt. Dieses Geflecht konnte ich nun auch bei der Katze beobachten (Fig. 6, 8 *nsg*) und ich möchte für dasselbe die Bezeichnung, welche DOGIEL für die entsprechende Bildung gewählt hat, für zutreffender finden, wiewohl dasselbe bei Fischen thatsächlich einer Cupula sehr ähnlich sieht. In unserem Falle besteht dieses subgemmale Geflecht aus Achsenfibrillen, welche sich durch eine ganz besondere Menge von Varicositäten auszeichnen; und dies ist auch wohl der Grund, wesshalb sich das Geflecht als eine besondere Bildung von jenen Fasern auszeichnet, welche peri- und intragemmal endigen (vgl. Fig. 6, 8). Wiewohl ich nun vermuthe, dass sich dieses Geflecht überall an den Geschmacksbechern der Säugethiere vorfindet, möchte ich DOGIEL nicht beipflichten, dass dieses allein gustatorische Bedeutung hat, glaube vielmehr, dass es im Verein mit den intragemmalen Fasern die Aufgabe der Geschmacksempfindung erfüllt, dagegen die peri- und intergemmalen sensibel sind.

Ich schreite nun zum letzten Theil dieser Schrift: zur Betrachtung der Innervationsverhältnisse an der Unterseite der Zunge. Die Nervenmenge in diesem Zungentheil ist bedeutend geringer als jene des Papillen tragenden Theiles. Vom Nervenplexus des muskulösen Zungenstromas dringen schwache Nervenbündel in relativ geringer Zahl gegen die Epidermis vor. Unterhalb derselben nehmen sie einen längsgerichteten Verlauf und geben Lateralzweige ab, welche sich mit anderen längs verlaufenden Fasern wieder vereinigen. Diese Verhältnisse kommen gut zur Ansicht, wenn man nach der Injektion mit Methylenblau Epidermistheile von der Zunge loslöst, auf einem Objektträger ausspannt und also die Nachfärbung mit Methylenblau bewirkt. Derart gefärbte Stücke können ohne Weiteres mit Ammoniummolybdänat fixirt, in Dammar eingeschlossen werden, und sind

genug dünn, um auch mit den stärksten Objektiven beobachtet werden zu können. Bei verschiedenen Einstellungen sieht man die Elemente des vorher beschriebenen, netzartigen, unregelmäßig vier- oder auch vieleckige Maschen bildenden Geflechtes in die Epidermis gegen die Oberfläche vordringen und unterwegs bedeutend feinere und dichtere Netze bilden, deren Elemente immer mehr und mehr verblassen (Fig. 9). Es verhalten sich somit hier die Nerven eben so wie in der äußeren Haut und erinnern an den Verlauf jener, welche von SCHÖBEL in den Ohren und Flughäuten der Fledermäuse, von ARNSTEIN in den Ohren der Mäuse u. v. A. beschrieben wurden. Zum Theil kann man diesen Verlauf an Schnitten feststellen (Fig. 10). Was die Endigungsweise dieser Nerven anlangt, so verhalten sie sich eben so wie die freien intraepithelialen Endigungen. Man bemerkt auch nicht selten den für diese Art charakteristischen, zickzack- oder gewundenen Verlauf mit den ebenfalls charakteristischen knopfförmigen Verdickungen an den Ecken, welche ich, wie schon oben erwähnt, als intracelluläre Enden von Achsenfasern, im Sinne HUSS' aufzufassen geneigt bin (Fig. 11 *nie*).

Noch einer Art von Nervenendigung an diesem Theile der Zunge muss ich Erwähnung thun. Ich habe nämlich öfters beobachtet, dass Nervenfasern längs der Basalmembran — an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis — hinziehen, ohne dass man Abkömmlinge derselben in die Epidermis eintreten sieht. Gewöhnlich sind solche Fasern recht varicös, und ich bin geneigt sie desswegen als marklose Achsenfasern anzusehen. Man sieht sie öfters bald einfach, bald zu mehreren entweder knapp an der Grenze, oder nur wenig in das Epithel eindringen und daselbst aufhören. Ich möchte diese Nerven jenen an die Seite stellen, welche SZYMONOWICZ[1] in der Schnauze des Schweines vorgefunden und als »freie Endigungen an der Basalmembran« beschrieben hat. Stellenweise können diese Endigungen ganze Gruppen bilden, wodurch ein recht varicöses subepitheliales Geflecht entsteht (Fig. 11 *seb*). Dieses Verhalten, welches einem terminalen Bäumchen ähnlich sehend, an die Endbäumchen, die sich an der Glashaut der Tasthaarbälge befinden, erinnert, hat mich in der vorher geäußerten Meinung am allermeisten bestärkt.

Hiermit glaube ich meiner oben gesetzten Aufgabe gerecht geworden zu sein, indem ich nicht so sehr danach strebte Neues auf diesem Gebiete zu liefern, als vielmehr beflissen war, festzustellen, ob und

[1] W. SZYMONOWICZ, Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1897.

in wie weit sich die mit Hilfe anderer Methoden konstatirten Thatsachen mit der von mir geübten Methylenblaumethode bestätigen lassen.

Endlich darf ich es nicht unterlassen, einer angenehmen Pflicht nachzukommen und Herrn Prof. ZELINKA für sein mir, wie bei anderen so auch bei dieser Arbeit in zuvorkommendster Weise gezeigtes Wohlwollen auch hier meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Czernovitz, Juli 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind nach Methylenblaupräparaten mit Hilfe der Camera lucida bei einer Tubuslänge von 180 mm entworfen worden. Die Nerven (blau) sind in denselben Farben dargestellt, in denen sie im Präparate erscheinen. Die Vergrößerungen beziehen sich auf das Mikroskop von WINKEL mit Fluorit-Objektiven und Compensations-Ocularen.

In den Figuren bedeutet:

az, Axial- oder Stiftchenzelle;
c, Cutis (Schleimhaut der Zunge);
dz, Deckzelle;
e, Epidermis (Stratum germinativum);
Gk, Geschmacksknospen;
m, Längs-, bezw. Quermuskelfasern;
nie, intraepitheliale, bezw. intergemmale Nervenfasern (Endigungen);
nig, intragemmale Nervenendigungen;
npg, perigemmale Nervenendigungen;
nsg, subgemmale Nervenendigungen;
Pfl, Papillae filiformes;
sc, Stratum corneum;
seb, subepitheliales Endbäumchen;
sg, Stratum granulosum;
x, wirtelförmige Verästelung von Nervenfasern.

Tafel XI.

Fig. 1. Aus einem Längsschnitte durch die Zungenoberseite von *Felis*. Man sieht die Bildung des groß- und kleinmaschigen Nervengeflechtes (Netzes) und das Auflösen des letzteren in Nervenbündelchen, welche einzeln oder zu mehreren in die Papillae filiformes eindringen. Vergr. 8,5 mm. Oc. 1.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine stark verhornte Papilla filiformis von *Felis*. Vergr. 22 mm. Oc. 3.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine Papilla fungiformis von *Lepus cuniculus*. Man sieht die Papille über die allgemeine Zungenoberfläche emporragen, und, da sie vom Schnitte mehr gegen den Rand zu getroffen ist, bemerkt man durch die sekundären Schleimhautpapillen mehrere Nervenbündel in dieselbe eindringen. Vergr. 22 mm, Oc. 5.

Fig. 4. Eine Papilla fungiformis von *Felis* im Längsschnitte. Auch diese ragt über die Gesammtoberfläche der Zunge hervor. Da der Schnitt durch ihre Mitte geht, sieht man ein recht starkes, axiales Nervenbündel. Die Geschmacksknospen sind eben so wie in der vorhergehenden Figur nur schwach erkennbar. Vergr. 8,5 mm, Oc. 1.

Fig. 5. Papilla fungiformis von *Mus musculus alb.* im Längsschnitte. Vergr. 8,5 mm, Oc. 3.

Fig. 6. Schnitt durch die Region der Geschmacksknospen einer Papilla circumvallata von *Felis.* Unterhalb der Geschmacksknospen sieht man besonders bei *A* deutlich entwickelte subgemmale Geflechte. Vergr. 3 mm, Oc. 1.

Fig. 7. Geschmacksknospe aus der Papilla circumvallata von *Felis.* Bei verschiedenen Fokaldistanzen kann man neben perigemmalen auch deutlich intragemmale Nervenfasern unterscheiden, welche sich an den Zellen emporranken. Vergr. apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 8. Die Stelle *A* der Fig. 6 bei stärkerer Vergrößerung. Das wohlentwickelte subgemmale Geflecht ist sehr deutlich zu erkennen. Vergr. apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 9. Ein Stück Epidermis der Zungenunterseite von *Felis* von der Fläche betrachtet, um den allgemeinen Verlauf der Nerven in diesem Theile der Zunge zu veranschaulichen. Vergr. 22 mm, Oc. 1.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Unterseite der Zunge von *Mus musculus* (*alb.*). Vergr. 8,5 mm, Oc. 3.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Zungenunterseite von *Canis fam.* Neben den intraepithelialen Nerven sieht man auch deutlich ein subepitheliales Endbäumchen. Vergr. 3 mm, Oc. 3.

Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von Aurelia aurita.

Von

Otto Friedemann

(Hameln).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel XII und XIII und 3 Figuren im Text.

Die verschiedenen Streitfragen, welche zwischen CLAUS und GOETTE in den letzten beiden Decennien über die Entwicklung der Scyphomedusen, speciell der *Aurelia aurita* aufgeworfen sind, waren die Ursache, dass im hiesigen Zoologischen Institut eine erneute Untersuchung dieser Verhältnisse vorgenommen wurde. Nachdem vor Jahresfrist HEIN die ersten Entwicklungsstadien von der Blastula bis zum achttentakeligen Scyphistoma eingehend geprüft und seine Resultate veröffentlicht hatte, unternahm ich es, die Untersuchungen bis zur Bildung der Ephyra fortzusetzen. Ich unterzog mich dieser Aufgabe auf Wunsch des Herrn Professor Dr. SEELIGER und erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochverehrten Lehrer für seine vielfachen Anregungen, für seine freundliche Unterstützung sowie die bereitwillige Überlassung der einschlägigen Litteratur meinen herzlichen Dank ausspreche.

Das betreffende Material wurde theils dem Aquarium entnommen, theils stammt es aus den Sendungen, welche dem Institute von Warnemünde aus zugehen. Die Larven gelangten sowohl lebend wie konservirt zur Untersuchung. In letzterem Falle gebrauchte ich ausschließlich zur Tödtung der Thiere eine Sublimat-Seewasserlösung (7 %) mit oder ohne einen Zusatz von 2 % Essigsäure. Bisweilen narkotisirte ich vorher die Scyphistomen, indem ich von einer koncentrirten Chloralhydratlösung einige Tropfen dem Seewasser zusetzte und dies 1—5 Stunden wirken ließ, um tadellos ausgestreckte

Exemplare zu erhalten. Bezüglich der Färbung bediente ich mich entweder einer Alaunkarminlösung vor dem Einbetten in Paraffin, oder die Schnitte wurden später auf dem Objektträger mit Hämatoxylin und Orange G doppelt gefärbt. Die Dicke der Schnitte betrug 5, 7,5, 10 und 15 μ.

I. Das Scyphistoma.

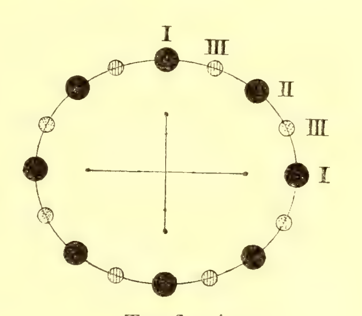
1. Äußere Form.

Das junge Scyphistoma hat im Allgemeinen eine ausgesprochene Becherform; bei genauer Betrachtung sieht man aber vier seichte Furchen an der Außenwand hinabziehen, welche in regelmäßigen Zwischenräumen angeordnet und durch die später zu besprechenden Magenfalten bedingt sind. Nach der Anheftungsstelle der Larve hin verjüngt sich der Leibesabschnitt stark und bildet hier den Stiel, dessen Ende, der Fuß, in den sogenannten Peridermnapf eingelassen ist. Da wo der Bechertheil seine größte Weite hat und die äußere Wand des Leibes in das Peristom sich umschlägt, befinden sich die acht Tentakel, lange Fühlfäden, die an der Basis ihre größte Dicke haben und nach der Spitze zu dünn auslaufen. Sie sind mit großer Beweglichkeit ausgerüstet und haben den Zweck, die in die Nähe kommenden Beutethiere einzufangen und dem Munde zuzuführen. Die Form der in der Mitte des Peristoms sich erhebenden Proboscis ist sehr variabel: bald ragt sie nach Art eines Kraters weit hervor, bald hat sie sich flach ausgebreitet, so dass sie nur unmerklich sich über das Niveau des Peristoms erhebt. Auch das Lumen schwankt; ist es klein, so zeigt die Proboscis nahezu Kreisform, ist es dagegen recht groß, so erscheint sie an vier Stellen, und zwar den Interradien entsprechend, leicht eingebuchtet (Fig. 20). Bei älteren Scyphistomen sind diese Einbuchtungen erheblich tiefer, so dass die Proboscis kreuzförmig nach den vier Perradien ausgezogen wird. Das ursächliche Moment für diesen Befund ist in der Entwicklung der Magenfalten zu suchen.

Bei der Durchsicht des reichen Materials fand ich, dass die oben beschriebene normale Form bisweilen erhebliche Abänderungen erlitt. Zunächst kann der Stiel vollkommen fehlen. Die betreffenden Larven zeigten mindestens 8, meistens 16 Tentakel. Der Polypenleib hatte dann eine fast kugelförmige, schüsselförmige oder cylindrische Gestalt. In anderen Fällen, die ich häufiger beobachtete, war der Stiel von einer außerordentlichen Länge im Verhältnis zum

Becherabschnitt (Fig. 21). Eine eigenartige Abnormität stellt Fig. 1 dar: Die Stelle, an der die anormale seitliche Bildung sich erhebt, und die geringe Zahl der Nesselzellen im Ektoderm könnten auf eine Knospung schließen lassen; dem widersprechen aber die regelmäßige geldrollenartige Anordnung der Entodermzellen, das flache Ektodermepithel sowie die einfache langgestreckte fingerförmige Gestalt. Ich möchte daher diesen seitlichen Fortsatz für einen dislocirten Tentakel halten, der abnorm tief entspringt und ungewöhnlich stark angelegt ist. Richtige Knospen habe ich ziemlich oft gesehen, jedoch lag immer der normale Knospungsmodus vor, d. h. das Tochterthier war mit dem Mutterthier gleichsinnig orientirt, saß also diesem mit dem Stieltheil und nicht mit dem Mundabschnitt auf. Die von GOETTE (9, p. 25) abgebildeten Knospungen, welche das entgegengesetzte Verhalten zeigen, sind mir nicht zu Gesicht gekommen.

Mit zunehmender Größe des Scyphistoma tritt eine reichliche Vermehrung der Tentakel ein. GOETTE (9, p. 23) unterscheidet in dieser Hinsicht zwischen einer genetisch-symmetrischen und anatomisch-symmetrischen Reihenfolge. Der ersteren liegt die Zahl 4 zu Grunde, und die Vermehrung erfolgt in den Ordnungszahlen 4, 12, 20, 28, der letzteren dagegen die Grundzahl 8, welcher die Ordnungszahlen 8, 16, 24, 32 entsprechen. Der genetische Modus sei von den anthozoenartigen Vorfahren ererbt, der anatomische während der Entwicklung der Scyphomedusen aus den Anthozoen neu erworben; beide Reihen griffen aber alternirend in einander über und erhielten dadurch den bezeichneten Gegensatz ständig aufrecht.

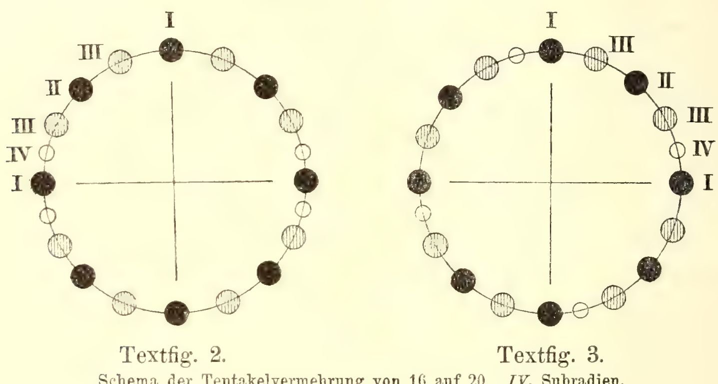


Textfig. 1.
Schema der Tentakelvermehrung von 8 auf 12 bezw. 16. *I*, Perradien; *II*, Interradien; *III*, Adradien.

Meine Befunde sind kurz folgende: Nachdem das Scyphistoma einige Zeit auf dem achttentakeligen Stadium, welches ich als das zweite bezeichne, verharrt hat, sieht man neben den beiden perradialen Tentakeln in der Querebene [1] je zwei neue adradiale hervorwachsen (Textfig. 1); die Larve hat dann 4 perradiale, 4 interradiale und 4 adradiale Tentakel = 12. Dieser Zustand ist aber nicht von langer Dauer, denn bald vollzieht sich derselbe Vorgang in der Hauptebene, indem auch da vier adradiale Tentakel

[1] Die Querebene wird durch die kürzere, transversal verlaufende Achse, die Hauptebene durch die längere, sagittal gelegte Achse bestimmt.

auftreten, und somit die gesammte Zahl auf 16 erhöht wird. Dies Stadium betrachte ich als das dritte. Die Bildung eines weiteren Tentakels subradial und in allen vier Quadranten gleichzeitig vermehrt die Zahl auf 20. Hierbei können zwei Möglichkeiten eintreten: 1) Neben den in einer der beiden Hauptebenen stehenden beiden perradialen Tentakeln entstehen rechts und links je zwei neue (subradiale) Tentakel (Textfig. 2). In Folge dessen müssen an dieser Achse die Tentakel (fünf an der Zahl) dichter stehen als an der anderen. Ob die Vermehrung in der Haupt- oder Querebene vor sich geht, lässt sich jetzt nicht mehr nachweisen, da sich die Größenunterschiede zwischen beiden völlig ausgeglichen haben. 2) Die vier subradialen Tentakel sind derartig angeordnet, dass, wenn wir mit dem Zeiger der Uhr



Textfig. 2. Textfig. 3.

Schema der Tentakelvermehrung von 16 auf 20. *IV*, Subradien.

um den Tentakelkranz herumgehen, vor jedem perradialen Tentakel ein neuer Tentakel eingeschoben ist (Textfig. 3). In diesem Falle stehen sämmtliche Tentakel überall in ziemlich gleicher Entfernung.

Es sind jetzt schon vier wohlentwickelte Magentaschen vorhanden, und jede dieser Taschen trägt, wenn wir die erste Möglichkeit der Tentakelvermehrung ins Auge fassen, in der einen Ebene je fünf, in der anderen je drei Tentakel, und wenn wir die zweite Möglichkeit berücksichtigen, in beiden Ebenen je vier Tentakel. Fig. 2 giebt dies letzte Verhalten wieder. Da das Mikroskop so eingestellt wurde, dass die Taschen deutlich sichtbar waren, scheinen die Tentakel centralwärts von den Taschen zu entspringen, während sie thatsächlich natürlich direkt auf den Taschen ihren Ursprung nehmen. In ganz anderer Anordnung zeigt Fig. 3 die 20 Tentakel. Die Larve ist in mehrfacher Hinsicht interessant: Auf der linken Hälfte sehen wir die interradialen Tentakel genau über den

Täniolen stehen, rechts dagegen nicht. Hier ist vielmehr noch deutlich zu erkennen, dass die Vermehrung der Tentakel von vier auf acht interseptal erfolgt, wie es Goette (9, p. 21) gefunden und Claus (3, p. 18) bestätigt hat, und dass nachträglich ein Einrücken in die Interradien erfolgt. Die von Claus angegebene Ausnahme, dass die anstoßenden Zipfel zweier benachbarter Taschen sich an dem Aufbau eines Tentakels betheiligen, habe ich niemals beobachtet. Zugleich beweist die Figur die Richtigkeit der Ansicht des letzgenannten Forschers (3, p. 20), dass »die ursprüngliche Inkongruenz der Anlage zuweilen persistent bleibe, so dass die Radien der Tentakeln nicht in die Gastralwülste fallen«, ein Befund, den der Autor an älteren Scyphostomen zu beobachten Gelegenheit hatte. Es ergiebt sich für die vier Taschen meiner Fig. 3 also folgende Tentakelzahl: 3, 4, 5, 6. Eine weitere Vermehrung um je einen subradialen Tentakel in jedem Quadranten führt zum vierten Stadium mit 24 Tentakeln (Fig. 4). Die Frage, wo die neuen Tentakel entstehen, erledigt sich sofort durch den Hinweis auf die Textfiguren 2 und 3. Die dort angegebenen beiden Modi werden einfach weiter fortgeführt, indem im ersten Falle (Textfig. 2) die Vermehrung in gleicher Weise auch an der anderen Achse sich vollzieht, und im zweiten Falle (Textfig. 3) hinter jedem perradialen Tentakel ein neuer subradialer eingeschoben wird. Es betrifft dies Thiere, bei denen die Ephyrabildung weit vorgeschritten ist, und acht Lappentaschen sowie Sinneskörper schon deutlich hervortreten. Die Vertheilung der Tentakel finde ich in voller Übereinstimmung mit Goette (9, p. 33); jede perradiale Lappentasche trägt drei, jede interradiale nur einen Tentakel, d. h. den ursprünglich septalen-interradialen Tentakel des achttentakeligen Stadiums; alle Taschen sind durch je einen adradialen getrennt. Dies Verhalten habe ich mehrfach gefunden und glaube daher, dass man dies als Normalform wohl ansprechen darf, um so mehr, als ich eine größere Anzahl als 24 niemals gefunden habe. Claus (3, p. 23) bezweifelt den Charakter als Normalform, weil die von Goette gegebene Abbildung (9, Fig. 47), die übrigens 26 Tentakel besitzen muss, weil eine Tasche und dem entsprechend wohl auch die gegenüberliegende vier statt drei Tentakel hat, sehr ungleich gestaltete Taschen in den Perradien und Interradien zeige und meint, man würde dann wenigstens statt 24 eher 32 Tentakel erwarten. In Fig. 4 sind die Taschen sämmtlich gleich gut entwickelt, die interradialen haben eine solche Oberfläche, dass sie gut noch je zwei Tentakel aufnehmen könnten, doch ist dies nicht geschehen.

Eine Vermehrung der Tentakel durch Spaltung ist mir auch vorgekommen, nur war dieselbe nicht tief und beschränkte sich auf die obere Hälfte des Tentakels; GOETTE (9, p. 23) hat denselben Vorgang an der Tentakelbasis beobachtet.

Fasse ich die Art der Tentakelvermehrung von 4 auf 8, 12, 16, 20, 24 nochmals zusammen, so kann man versucht sein, die Ansicht GOETTE's zu theilen, dass die genetisch-symmetrische und anatomisch-symmetrische Reihe mit einander alternirten. Jedoch scheint mir die Annahme einer genetisch-symmetrischen Reihe mehr eine theoretische Kombination zu sein; denn man kann bei zwölf Tentakeln nur von einer zweistrahligen Symmetrie sprechen, weil sich die vier adradialen wohl in der Nähe der Querebene finden, nahe der Hauptebene aber fehlen. Sodann liegt beim 20tentakeligen Stadium in so fern eine Besonderheit vor, als es unmöglich ist, anzugeben, welcher von den beiden mittleren Tentakeln auf jeder Tasche dem ursprünglich perradialen entspricht. Denn wenn man das Achsenkreuz, das durch die hier leicht festzustellenden interradialen Tentakel gegeben ist, halbirt, um die Radien erster Ordnung zu erhalten, so sieht man, dass deren Endpunkte zwischen die beiden Mitteltentakel fallen. Überdies stimmt die von mir auf diesem Stadium beobachtete Tentakelanordnung (Fig. 2) und GOETTE's Schema (9, Textfig. 11) durchaus nicht überein. Bezeichnet man wie die kongruenten Körperabschnitte der Echinodermen die durch je zwei Interradien begrenzten Quadranten als Parameren, so zeigen dieselben in meinem Falle völlige Kongruenz, bei GOETTE dagegen nicht.

Ich möchte die Vermehrung 4, 8, 16, 24 für die normale halten und betrachte dann das 12- und 20tentakelige Stadium als Zwischenphasen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass Larven mit 12 und 20 Tentakeln relativ wenig, dagegen solche mit 8, 16, 24 recht häufig angetroffen wurden. Die Vermehrung der Tentakeln ist durchaus nicht immer eine gleichmäßige und den obigen Gesetzen entsprechende, Ausnahmen kommen häufig vor, wie dies auch CLAUS und GOETTE übereinstimmend betonen.

2. Das Ektoderm.

Das Ektoderm stellt sich im Allgemeinen als ein einschichtiges Deckenepithel dar. Im mittleren Leibesabschnitt des jungen Scyphistoma erscheint dasselbe als kubisches Epithel (Fig. 10), dessen einzelne Zellen reich an Protoplasma sind und daher bei der Tinktion eine dunklere Färbung annehmen, als die Entodermzellen

derselben Region (Fig. 21). Die Kerne liegen meistens in der Mitte der Zellen, oder der Stützlamelle etwas genähert (Fig. 23). Bezüglich ihrer Größe fand ich, dass sie oft etwas kleiner waren, als die Kerne in dem anliegenden Entoderm (Fig. 9*a*, 21, 26), jedoch sieht man nicht selten Fälle, wo ein Größenunterschied nicht nachweisbar ist (Fig. 10 und 23). Nesselzellen sind hier und da eingestreut. Bei älteren Larven ändert sich der Charakter insofern etwas, als bei reichlicher Vermehrung der Zellindividuen die Würfelform in die von Prismen übergeht; wir haben dann ein Cylinderepithel (Fig. 24). Die Kerne liegen hier in verschiedenen Höhen und sind häufig etwas abgeplattet beziehungsweise längsgestreckt. Eine dritte Modifikation tritt uns im Peristom und der Proboscis entgegen. In Folge der durch schnelle Vermehrung der Entodermzellen bewirkten Flächenvergrößerung dieser Region erfahren die Ektodermzellen eine wesentliche Streckung und erscheinen uns als typisches Plattenepithel (Fig. 9*a*, 21). Die Abflachung kann bisweilen ganz bedeutend sein. Die Zellen der Proboscis zeichnen sich noch dadurch aus, dass sie an ihrer Basis längsverlaufende Muskelfibrillen ausscheiden (Fig. 20*b*), welche die Verkürzung dieses Organs bewirken.

Eine eigenartige Differenzirung erfährt das Ektoderm am Stiel, speciell am Fuß. Die Zellen werden größer und erscheinen heller, da sich zahlreiche Vacuolen gebildet haben; in Folge dessen zeigt das Protoplasma dieselbe netzförmige Struktur, welche wir so häufig in Entodermzellen sehen (Fig. 32). Der Fuß hat den Zweck, die Anheftung der Larve zu besorgen durch die Ausscheidung eines Sekrets, welches später erstarrt und den Anfangs erwähnten Peridermnapf bildet. Das Ektoderm dieser Region hat daher einen drüsigen Charakter angenommen. Thatsächlich gelang es, typische Drüsenzellen zu finden (Fig. 5), die in mehrfacher Hinsicht interessant sein dürften. Die untere Zelle lässt inmitten des Sekrets einen dunklen Kern erkennen, der durch die Verdichtung (Koagulation) des Sekrets entstanden ist. Dieselbe Zelle zeigt an der Peripherie eine eigenartige Runzelung. Die Erklärung dieser Erscheinung ist durch die obere Drüsenzelle mit Leichtigkeit gegeben. Hier gewahren wir nämlich noch zwei kurze Pseudopodien. Dass dies keine Täuschung durch ein zufälliges Kunstprodukt ist, dafür bürgt der Umstand, dass ich dasselbe Verhalten noch an verschiedenen anderen Stellen zu beobachten Gelegenheit hatte. Hein (4, p. 18) ist der histologische Unterschied dieser Ektodermzellen schon auf dem Planula- und 4tentakeligen Stadium aufgefallen, nur konnte er in keinem Falle kon-

statiren, »dass pseudopodienartige Fortsätze ausgesandt wurden, oder dieser Pol sich zu einem saugnapfähnlichen Gebilde einstülpte«. Zu letzterem Punkte möchte ich bemerken, dass ich bei der Untersuchung lebender Thiere doch zweimal eine saugnapfähnliche Einstülpung gesehen habe, und in der Cirkumferenz derselben sich zahlreiche Drüsenzellen befanden, die an ihrem Körnerreichthum leicht erkannt werden konnten.

Auffällig ist ferner an dieser Stelle das Vorkommen von Nesselkapseln in zwei verschiedenen Größen und die massenhafte Invasion von Zoochlorellen (Fig. 5, 32); Nesselzellen hat man bis jetzt dem Fuß nicht zugeschrieben, und Zoochlorellen findet man an allen übrigen Theilen der Larve vorzugsweise im Entoderm.

Form und Umfang des Peridermnapfes sind sehr verschieden, es lässt sich füglich ein bestimmter Typus dafür nicht angeben. In einem Falle sah ich einen Napf von außerordentlichem Umfange. Er hatte die Form eines umgekehrten großen Tellers und übertraf in seinem Durchmesser erheblich denjenigen des Leibesabschnitts. Inmitten des Periderms begegnet man sehr oft Bakterien und Algen der verschiedensten Art, welche daselbst augenscheinlich durchaus gute Existenzbedingungen gefunden haben.

Das Ektoderm des Polypenkörpers setzt sich auf die Tentakel fort. Die Form der Zellen ist verschieden, je nachdem der Tentakel völlig ausgestreckt ist, oder sich verkürzt hat; in ersterem Falle länger als dick, in letzterem umgekehrt. So beträchtliche Formenunterschiede aber, wie sie O. und R. Hertwig (16) an den entodermalen Epithelmuskelzellen der Aktiniententakel nachgewiesen haben, konnte ich nicht beobachten. Die außerordentliche Beweglichkeit der Tentakel lässt auf einen großen Reichthum an Muskeln schließen, die sowohl längs wie cirkulär verlaufen. Auf das Ektoderm entfallen hierbei die Längsmuskeln, die Ringfibrillen gehören dem Entoderm an und werden später behandelt werden. Die Ektodermzellen der Tentakeln sind ausgesprochene Muskelepithelzellen. An ihrer Basis werden lange Fibrillen ausgeschieden, die bei ganz jungen Scyphistomen sehr fein, bei älteren dagegen gröber und desshalb besser zu erkennen sind. Auf Querschnitten kann man häufig 30—50 auf einem Schnitt konstatiren. Die Fibrillen sind quergestreift (Fig. 30).

Einen eigenartigen Charakter erhalten die Tentakel durch die Anwesenheit zahlloser, sich wulstartig erhebender Nesselzellen. Fig. 6 stellt ein Stück eines gut ausgestreckten Tentakels dar und

zeigt uns, dass diese Zellen theils zu Gruppen angeordnet sind und eine Art Batterien bilden, theils sich zu größeren Komplexen vereinigt haben und sich guirlandenartig um den Tentakel herumwinden. HEIN (4, p. 29) fand die Nesselzellen kontinuirlich ohne ringförmige Anordnung über den ganzen Tentakel zerstreut. Es scheint demnach, dass die oben beschriebene Anordnung sich erst mit dem achttentakeligen Stadium herausbildet. Die Nesselzellen selbst untersuchte ich an lebenden Larven, indem das Thier in toto oder die abgeschnittenen Tentakel auf den Objektträger gebracht wurden. Die Ausstoßung der Nesselfäden ging nach Zusatz von einigen Tropfen Essigsäure stets prompt von statten. Fig. 8*b* zeigt zwei Cnidae mit noch eingestülptem Faden, in der einen sieht man den Faden ganz gleichmäßig aufgerollt, während an der anderen die um die Kapsel laufenden Ringmuskelfibrillen eingezeichnet sind. Der eingestülpte Nesselfaden und der Fibrillenbelag der Kapsel unterscheiden sich öfters dadurch unschwer, dass sich die Konkavität beim Faden nach unten, bei den Fibrillen nach oben ausbildet. Fig. 7 giebt ausgeschnellte Nesselfäden und Kapseln wieder. Die Zelle lässt ein Cnidozil deutlich erkennen und hat da, wo der Nesselfaden austritt, eine eigenartige Runzelung. Dieser Befund, sowie der am Entladungspol der Kapsel befindliche kleine Deckel erinnern an die von GRENACHER (5, p. 318 und 319) an Hydra gemachte Entdeckung. Die Runzelung würde der sogenannten Umhüllungsmembran, der Deckel der Deckelmembran dieses Forschers entsprechen. Am Nesselfaden fand ich meistens zwei bis drei große Stilette, denen sich zuweilen noch einige kleinere distal anschlossen. Bei Behandlung mit Jodtinktur findet man den ganzen Faden mit äußerst feinen Pünktchen besetzt. Es liegt die Annahme nahe, dass dies ein Niederschlag sein könne: dem widerspricht jedoch die vollkommen gleichmäßige Anordnung dieser Gebilde; ich möchte sie daher als Häkchen kleinster Art ansprechen. Physiologisch ließe sich auch nicht recht verstehen, warum nur die Basis des Fadens mit Widerhaken besetzt sein sollte, während doch wohl der ganze Faden einschließlich der Stilette nur in seltenen Fällen dem Beutethier eingejagt werden dürfte.

Bei sorgfältiger Vergleichung des Umfangs vieler Nesselkapseln konnte ich zwei verschiedene Größen konstatiren, zwischen denen Übergänge nicht nachweisbar waren. Die großen Cnidae zeigten im Längs- und Querdurchmesser $7 \times 5\ \mu$, die kleineren $4 \times 2\ \mu$. Die Länge der Fäden schwankt außerordentlich, die kleinsten maßen $57\ \mu$, die größten über $260\ \mu$. Bei abgerissenen Fäden floss das

Sekret der Kapsel aus und lag in Tropfen vor den Enden (Fig. 32). Hinsichtlich der Mechanik dieser interessanten Gebilde sind wir leider auf Hypothesen angewiesen, da sie ihrer Kleinheit wegen nur mit starken Vergrößerungen beobachtet werden können, und der Vorgang der Entladung in so kurzer Zeit sich abspielt, dass unter dem Mikroskop die Fäden wie Raketen emporschnellen und die einzelnen Phasen unkenntlich bleiben. Grenacher stellt die Theorie auf, dass die Muskelkontraktion unzureichend sei, um eine so schnelle Bewegung genügend zu erklären, da bei allen Cölenteraten Muskelkontraktionen in einem relativ gemäßigten Tempo vor sich gingen (5, p. 316). Er meint, dass der Kapselinhalt unter einem Überdruck stehe und spricht von einer Kapselspannung. Dieser sollen zwei Kräfte entgegenwirken, die eine sei die schon erwähnte Deckelmembran, die andere die Umhüllungsmembran, welche sich vor dem Entladungspol der Nesselkapsel in äußerst feine, radiär verlaufende Falten lege und mit dem Cnidocil in Verbindung stehe. Beide Kräfte zusammen wären der Kapselspannung überlegen, eine Ausstoßung des Fadens fände daher nicht statt. Sobald durch Reizung des Cnidocils jedoch die Falten der Umhüllungsmembran sich ausgeglichen hätten, überwände die Kapselspannung den Widerstand der Deckelmembran und schleudere den Faden aus. Vom rein physikalischen Gesichtspunkte aus scheint mir diese Theorie Manches für sich zu haben.

Es handelt sich nicht um die einfache Ausstoßung eines Fadens, sondern um die Ausstülpung eines Gebildes von beträchtlicher Länge nach der Art eines Handschuhfingers. Dass hierbei enorme Widerstände überwunden werden müssen, ist klar. Dazu scheint mir aber eine einfache Muskelkontraktion thatsächlich unzureichend zu sein. Ein in einem geschlossenen Raum aufgespeicherter Überdruck, welcher momentan ausgelöst werden kann, hat sicherlich eine viel größere lebendige Kraft als Muskelkontraktion und kann füglich größere Widerstände auch leichter überwinden. Da andererseits das Vorhandensein von Ringmuskeln um die Kapselmembran zweifellos ist, und die Natur stets das Princip der Zweckmäßigkeit verfolgt, so werden wohl beide Faktoren, Kapselspannung und Muskelkontraktion zusammenwirken.

In dieser Annahme bestärkt mich noch der Umstand, dass es möglich ist, bei Untersuchung lebenden Materials an den Nesselzellen Fortsätze nachzuweisen, die mit Ganglienzellen in Verbindung treten. Betrachtet man den Nesselwulst eines Tentakels, so gewahrt man

zwischen den Nesselzellen basal interstitielle Zellen, die das Ektoderm zweischichtig erscheinen lassen (Fig. 8*a*). Die Nesselzellen selbst senden hier und da scharf umbiegende Fortsätze in die Stützlamelle hinein, in der man an verschiedenen Stellen Ganglienzellen erkennt. Klarer werden die Verhältnisse, sobald man durch Klopfen auf das Präparat die Dissociation des Gewebes herbeiführt. Dann werden Ganglienzellen isolirt, mit deren Fortsätzen eine oder mehrere Nesselzellen in Verbindung stehen (Fig. 8*b*).

Unter den Begriff des Ektoderms fallen ferner die Septalmuskeln. Sie haben in der Litteratur eine mannigfaltige Auffassung erfahren; zuerst sind sie als Fäden bezw. Kanäle beschrieben worden, dann hat man ihnen den Charakter von Nerven und Muskeln beigelegt und sie vom Entoderm der Magenfalten oder dem Ektoderm des Polypenleibes entstehen lassen. GOETTE (9, p. 16) gebührt das Verdienst, zuerst nachgewiesen zu haben, dass sie vom Peristom aus durch Einwucherung von Ektodermzellen in den Interradien entstehen, und dass sie ein richtiges Muskelepithel darstellen. HEIN's Untersuchungen (4, p. 34) haben dasselbe Resultat ergeben. Da meine Befunde, so weit sie sich auf junge Scyphistomen beziehen, sich mit HEIN's Angaben Punkt für Punkt decken, so genügt es, wenn ich kurz die Thatsachen anführe und nur da, wo meine Arbeiten dies nöthig machen, Einiges hinzusetze. Die einwuchernden Zellen nehmen mehr und mehr eine Spindelform an (Fig. 9*a*) und verlieren ihre körnige Struktur (Fig. 10). Auf Querschnitten hat der Muskel eine ovale Form, dessen längerer Durchmesser in die Richtung des Interradius fällt. Die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar, die Kerne meistens etwas basal verschoben, so dass Ektoderm- und Entodermkerne ziemlich nahe rücken. In den Zellen entstehen, und zwar an der Peripherie des Zapfens, die Fibrillen, zarte auf dem Querschnitt spitzovale Gebilde, an denen eine Querstreifung noch nicht wahrzunehmen ist. In mehreren Fällen fand ich, dass die ersten Fibrillen sich da zeigten, wo die Basis der Magenfalten gelegen ist. Ob dies Zufall ist, oder ob thatsächlich hier die Abscheidung der muskulösen Substanz immer zuerst erfolgt, vermag ich nicht zu entscheiden. Ein Lumen oder einen Trichter konnte HEIN nicht feststellen; »die in die Tiefe gerückten Zellen fänden sich bald zu einem kompakten Zapfen zusammen und bildeten so den massiven Muskelstrang«. Fig. 9*b* giebt einen Flächenschnitt durch das Peristom wieder. Proximal von der Tentakelbasis zeigt sich wohl ein Lumen, auf dem nächsten Schnitt (10 μ) aber schon ist es völlig verschwunden, und der darauf

folgende ist in Figur 10 gebracht. GOETTE macht in seiner eigenartigen Kritik (12, p. 565) der HEIN'schen Arbeit dem Verfasser den Einwurf, die trichterförmige Einsenkung sei erst schwach entwickelt, bei älteren Scyphistomen und der Strobila erstrecke sie sich thatsächlich tief hinab. Ich stelle diesem die eigenen Worte GOETTE's in seiner Monographie (9, p. 16) gegenüber: »An den jüngsten vierarmigen Larven sehe ich das flach rinnenförmig die Proboscis umgebende Peristom in dem einen oder anderen Interradius und bald in allen vieren trichterförmig zwischen die Septen und das Schlundrohr eingesenkt, Fig. 28.« Diese Abbildung zeigt aber den Trichter bereits so gut entwickelt, dass es ganz unmöglich ist, auf Querschnitten ihn zu übersehen. Ferner muss ich mich auf GOETTE's *Pelagia*-Arbeit (11, p. 655) beziehen, wo er »echte Septaltrichter« bereits gefunden hat, bevor eine Proboscis zur Entwicklung gekommen und in den Fortsätzen der Trichter eine Spur von Muskel wahrzunehmen sei. Die folgenden Sätze zeigen deutlich, dass sich diese Verhältnisse auch auf *Aurelia* beziehen sollen.

Mit zunehmendem Alter des Scyphistoma gehen nun mit dem Septalmuskel verschiedene bemerkenswerthe Veränderungen vor sich. Mit der Vergrößerung der Täniolen ist auch dem Muskel eine größere Bewegungsfreiheit gegeben. Die Folge davon ist, dass die Form auf dem Querschnitt sich mannigfach ändert: spitzoval mit scharf ausgezogenen Enden (Fig. 15*b*), langoval (Fig. 11*b*), nierenförmig (Fig. 24, 25*a*), eingebuchtet (Fig. 11*a*), was in extremen Fällen zu einer ausgesprochenen Bogenform führen kann, und unregelmäßig gelappt (Fig. 15*a*). Noch auffälliger sind die Strukturverhältnisse. Die Zellen haben die Tendenz, ihre Grenzen aufzugeben und mit einander zu konfluiren. Nur bei Schnitten dicht unter dem Peristom sieht man noch Zellgrenzen erhalten, aber auch nur am Rande, in der Mitte hat sich schon ein feines Netzwerk von Protoplasma gebildet (Fig. 11*a*), was auf das Vorhandensein von zahlreichen Vacuolen schließen lässt. Bei tiefer liegenden Schnitten haben wir ein einheitliches Sarkoplasma mit einigen Kernen und zahlreichen Fibrillen (Fig. 11*b*). Die Kerne haben meist eine ovale Form und sind weniger stark gefärbt als die des benachbarten Ektoderms. Sie liegen im Gegensatz zu GOETTE's Angaben (9, p. 17) theils basal, theils mehr nach der Mitte hin verschoben. Die Fibrillen entwickeln sich, wie jener Forscher bereits angiebt, oft zu mehreren in einer Zelle. Sie sollen bald spindelförmig, bald unregelmäßig abgeplattet sein und mit den zugeschärften Rändern nicht selten weit ins Innere der Zelle hineinragen. Ich habe dies bei meinen Präparaten nicht in dem gleichen Maße beobachtet.

Die Fibrillen waren sämmtlich und zwar regelmäßig basal abgeplattet und nach dem Inneren des Muskelstranges hin stumpf zugespitzt, hatten also eine gedrungene Kegelform (Fig. 11*a* u. *b*). GOETTE bildet (9, Fig. 35) die Fibrillen als relativ kurze Spindeln ab, während ich stets schmale Fibrillen von oft bedeutender Länge konstatiren konnte (Fig. 12). Die Fibrillen erscheinen jetzt nicht mehr glatt, sondern deutlich quergestreift. Der ganze Muskelstrang ist nach und nach bis in den Fuß hinabgewachsen. Ein Lumen oder einen Trichter habe ich aber auch jetzt nicht nachweisen können. Vielleicht hat sich GOETTE durch die netzförmige Struktur und den Reichthum an Vacuolen täuschen lassen. Denkt man sich in der Fig. 11*a* central eine gemeinsame große Vacuole, so ist eine gewisse Ähnlichkeit zwischen diesem Bilde und dem von GOETTE (9, Fig. 34) wiedergegebenen wohl herauszufinden.

Die eigentliche Bedeutung der Längsmuskeln ist leider immer noch nicht klar. Vielleicht sind sie als Erbstück von einer Polypen-Vorfahrenform aufzufassen.

Wenn ich auch die Anwesenheit eines Trichters bei jungen Polypen leugnete, so kommt ein solcher gleichwohl auf allen Stadien vor. Er entsteht aber zu einer anderen Zeit und vor allen Dingen an einer anderen Stelle als GOETTE dies angiebt und abbildet. Was zunächst den Namen »Septaltrichter« betrifft, so scheint mir die Bezeichnung nicht besonders glücklich gewählt. Ginge wirklich, wie GOETTE (9, p. 41; 10, p. 32) behauptet, aus dem Septaltrichter die Subgenitalhöhle der späteren Meduse hervor, so wäre logischerweise diese Einstülpung als Subgenitaltrichter zu bezeichnen, wie man ja auch die erste Anlage des Gehörorgans Hörgrübchen und nicht etwa Nachhirngrübchen oder ähnlich nennt. Ich möchte dem Septaltrichter GOETTE's den indifferenten Namen Peristomtrichter geben und werde an der Hand meiner Befunde versuchen, diese Bezeichnung zu begründen.

Zu der Zeit, wo das Scyphistoma auf dem Höhepunkte seiner Entwicklung angelangt ist und 24 Tentakel besitzt, sehe ich das Peristom an derselben Stelle einsinken, wo früher durch einen ähnlichen Vorgang der Septalmuskel entstanden ist (Fig. 12). Dieser bildet aber nur scheinbar die strangförmige Fortsetzung des Trichters, denn bei starker Vergrößerung zeigen sich zwischen beiden bemerkenswerthe Unterschiede. Fig. 13 bringt die Verhältnisse klar zum Ausdruck. Die Zellen des Trichters sind deutlich von einander abgegrenzt, reich an Protoplasma und haben große, tief dunkel

gefärbte, mehr rundliche als ovale Kerne, während im Muskel die Zellgrenzen geschwunden sind, das Protoplasma netzförmige Struktur angenommen hat, und die Kerne blass und länglich-oval aussehen. Die an ihrem welligen Verlauf und bei Doppelfärbung an dem gelblichen Tone leicht erkennbaren Muskelfibrillen umgreifen den Trichter an seiner tiefsten Stelle nicht von allen Seiten, sondern setzen sich distal fort, dem Trichter hier sich anschmiegend. An dieser Stelle der Verwachsung zwischen beiden Gebilden sondern die Zellen des Trichters bereits cirkulär verlaufende Muskelfibrillen ab, die natürlich auf dem Längsschnitt quer getroffen sein müssen. Um das Verhalten der Muskeln besser studieren zu können, stellte ich Macerationspräparate her (eintägige Einwirkung einer stark verdünnten Chromsäurelösung, Färbung mit BEALE's Karminlösung, Aufbewahrung in Nelkenöl, Ausschneiden einer Täniole und Öffnung derselben). Man konnte ein pinselförmiges Ausstrahlen der langen, sehr schmalen und quergestreiften Fibrillen konstatiren und sich überzeugen, dass auch hier wieder peripher (das Präparat ist hier zufällig anders orientirt) die Fibrillen weiter hinauf laufen, den Trichter umgreifend, dessen Lage noch deutlich erkennbar ist. Über das Lageverhältnis zwischen Peristomtrichter und Muskel geben Querschnitte einen klaren Aufschluss. Fig. 15*a* und *b* geben einen solchen Schnitt an der Stelle der größten lichten Weite des Trichters wieder. Der Muskel liegt an der Täniolenwurzel und erscheint plattgedrückt. Der Trichter hat sich zwischen ihm und dem Täniolenrande ausgedehnt. Dass dies eine ektodermale Einstülpung ist, beweist auch die Anwesenheit von mehreren Nesselkapseln. Ich möchte noch auf eine eigenartige Differenzirung der Zellen des centralen und peripheren Randes des Trichters hinweisen, auf welche ich später bei den Rückbildungserscheinungen zurückkommen werde. Je weiter wir die Einstülpung nach unten verfolgen, je kleiner wird sie (Fig. 16*a*), nimmt zunächst eine ovale und zuletzt eine kreisrunde Form an (Fig. 16*b*). Die letzte Abbildung zeigt nochmals die seitliche Umwachsung durch den Muskel.

Was nun die Tiefe des Trichters anlangt, so stehen meine Befunde auch hier im Gegensatz zu GOETTE (11, p. 655), der diese Bildung bis an den Stiel verfolgt haben will. Messungen an zahlreichen Scyphistomen ergaben Tiefen von 40—112 μ. Die erste Zahl bezieht sich auf ein 2 mm großes Thier, die letztere auf ein solches von 4 mm. Nehmen wir wirklich an, dass auf den Leibesabschnitt der Polypen nur die Hälfte kommen, also 1 bezw. 2 mm, so ist ersichtlich,

dass im ersten Falle der Trichter nur durch $^1/_4$, im letzteren sogar nur durch $^1/_5$ des Becherabschnittes reicht. An ein Hinabwachsen bis an den Stiel ist daher nicht zu denken, und Bilder, wie sie GOETTE (9, Fig. 41, 42, 48, 55) bringt, habe ich niemals gesehen. Mir scheint die Tiefe des Trichters auch keine so große Bedeutung zu haben, das primäre Moment ist die reichliche Bildung von neuen Zellindividuen an einer bestimmten Stelle des Peristoms. Da hier nun gerade der Muskel ansetzt und somit eine Verbindung beider Theile von Anfang an gegeben ist, so zieht der Muskel bei seinen Kontraktionen, oder wenn er sich sonst verkürzt, die Ektodermeinstülpung nach hinten zu in die Täniole hinein. So entsteht ein Trichter als eine völlige Neubildung.

GOETTE (9, p. 28) bringt die koncentrische Verbreiterung des peristomialen Endes des Trichters mit der Bildung des Peristoms in Verbindung und lässt die perradialen, zwischen je zwei Trichtern bestehenden Brücken dadurch verschwinden, dass dieselben sich einsenken, sobald die beiden Blätter der sogenannten Taschenvorhänge aus einander weichen. Da man nun sowohl die Trichteranlage auf so jungen Stadien wie auch das Vorhandensein von Taschenvorhängen negiren muss, so kann man füglich die Trichterbildung nicht in der von GOETTE angegebenen Weise zu der Entwicklung des Peristoms in Beziehung bringen. Auch CLAUS (3, p. 33) legt gegen diese Ansicht Verwahrung ein. Der radiale Durchmesser des Trichters ist allerdings meistentheils kleiner als der senkrechte dazu, so dass die Einstülpung bogenförmig, zum Peristomrand parallel erscheint, jedoch fand ich nicht selten Fälle, wo es umgekehrt war, und der radiale Durchmesser den tangentialen um ein Mehrfaches übertraf. In einem Falle wechselte dies sogar regelmäßig in den vier Quadranten ab. Peristomiale Brücken zwischen je zwei Trichtern waren stets vorhanden. Die eigentliche Bedeutung des Trichters wird erst klar, wenn wir das weitere Schicksal desselben bis zum Ende verfolgen; ich gedenke dies bei den Rückbildungserscheinungen zu erwähnen.

Als letzte (wenigstens theilweise) ektodermale Bildung habe ich die Sinneskörper zu behandeln. Über den Ort ihrer Entstehung sind die Autoren getheilter Ansicht. CLAUS (2, p. 11) lässt sie aus den Basalabschnitten der perradialen und interradialen Tentakel hervorgehen und glaubt, dass sie morphologisch einem Tentakel entsprechen, denn bei *Chrysaora* habe er radiale Tentakelreste den Sinneskolben aufsitzend gefunden. Nach GOETTE (9, p. 34) entsteht der Sinneskörper »unmittelbar unter dem Lappenrande aus der sub-

umbrellaren Wand, also einwärts vom mittleren Tentakel«. Ich habe *Chrysaora* nicht untersucht, so weit aber *Aurelia* in Frage kommt, muss ich die Angaben von GOETTE durchweg bestätigen. Fig. 17 zeigt, wie sich der subumbrellare Rand der Lappentasche centralwärts vom Radialtentakel ausstülpt, und hierbei sowohl Ektoderm wie Entoderm betheiligt sind. Die nächsten Schnitte der Serie lassen unzweideutig erkennen, dass der radiale Tentakel noch in seiner ganzen Ausdehnung völlig intakt ist. Dasselbe trifft auf Fig. 18 zu; der Schnitt ist so ausgefallen, dass noch ein in Rückbildung begriffener subradialer Tentakel mit getroffen ist. Der andere subradiale liegt hinter der Ebene der Zeichnung und kann einige Schnitte weiter leicht festgestellt werden.

Indem der Sinneskörper sich weiter entwickelt, verlängert er sich in der Radialebene, biegt an seiner Insertionsstelle rechtwinklig um und bahnt eine eigenartige Differenzirung des Ektoderms an drei Stellen an. Das Ektoderm der Subumbrella erscheint ganz normal, sobald es aber an die Basis des Sinneskolbens kommt, tritt eine überaus reiche Vermehrung der Zellen ein. Letztere werden prismatisch, die Kerne liegen sehr dicht und in verschiedener Höhe und sind häufig längsgestreckt. Nach dem freien Ende des Kolbens flacht sich das Ektoderm zu einem sehr feinen Plattenepithel ab, um bald darauf wieder nach der exumbrellaren Seite zu in ein Cylinderepithel überzugehen. Dieses unterscheidet sich aber von dem vorigen dadurch, dass die Kerne alle in einer Höhe liegen. Hier ist diejenige Stelle des Sinneskörpers, wo wir später bei der Ephyra den Ocellus wiederfinden; in den stäbchenförmigen Zellen kann man bereits die Anlage der Sinnes- und Pigmentzellen sehen. Basal von diesen Zellen erscheint die Stützlamelle etwas verdickt.

3. Das Entoderm.

Im Gegensatz zu den übrigen Autoren lässt GOETTE aus einer im Planulastadium zu beobachtenden ektodermalen Einstülpung am oralen Pol ein ektodermales Schlundrohr hervorgehen. Gegen die Angaben haben schon CLAUS und CHUN (15, p. 209—211) Widerspruch erhoben, da sie den von GOETTE konstruirten anthozoenartigen Bau nicht bestätigt fanden. Durch HYDE's Arbeit (13) schienen die Behauptungen GOETTE's dagegen gestützt zu werden, bis HEIN (4, p. 19) gleich CHUN und CLAUS abermals zu einem völlig entgegengesetzten Resultate gelangte. Ich kann auf diese letzte Arbeit, welche mit aller Sorgfalt durchgeführt ist, um so mehr verweisen, als ich keine

abweichenden Befunde weiter gemacht habe. Es scheint mir aber nöthig, auf einen Widerspruch aufmerksam zu machen, der sich in GOETTE's eigenen Schriften findet. In seiner Monographie (9, p. 13) lässt er das Schlundrohr, die primären Magentaschen und daher auch Taschenvorhänge und Taschenostien noch bei achttentakeligen Larven deutlich nachweisbar sein, und eben so wird in seiner zweiten Schrift (10, p. 25) erst, wenn die Bildung der Subumbrella im achttentakeligen Stadium beginnt, der Rand der Taschenvorhänge undeutlich. Eben so erwähnt er später in seiner *Pelagia*-Arbeit (11, p. 687), dass er bei *Aurelia* nicht nur tentakellose, sondern selbst achttentakelige Larven angetroffen habe, deren Schlund und Taschenvorhänge noch erhalten waren. Im Gegensatz zu diesen Angaben steht die letzte Erwiderung GOETTE's (12, p. 562) auf die Mittheilungen HEIN's. Bei *Aurelia* sollen jetzt plötzlich nur die jüngsten tentakellosen Larven einen anthozoenartigen Bau besitzen, um ihn in der Regel schon vor der Tentakelbildung oder im Beginn derselben einzubüßen.

So junge Stadien habe ich nun nicht untersucht, HEIN hat an ihnen aber ein ektodermales Schlundrohr nicht finden können. Für mich kommt nur das achttentakelige Stadium in Frage. Trotz eifrigen Suchens ist es mir in keinem Falle gelungen, Bilder zu finden, die mit den Angaben GOETTE's in Übereinstimmung zu bringen sind. Fig. 19*a* stellt einen Querschnitt durch die Proboscis und die Tentakel dar. Nach der Theorie jenes Forschers müssen beide Blätter der Proboscis ektodermaler Natur sein. Die Schichten unterscheiden sich aber nicht unwesentlich von einander: die äußere hat kubische, an einzelnen Stellen abgeflachte, die innere schmale, fast stäbchenförmige Zellen, die erstere ist relativ arm an Protoplasma, die letztere reichlich damit versehen, jene lässt kleine rundliche Kerne in regelmäßiger Anordnung erkennen, diese dagegen größere längliche Kerne in verschiedenen Höhen. Es ist daher unwahrscheinlich, dass beide ektodermal sind. Überdies hat HEIN an einer lückenlosen Reihe aller verschiedenen Stadien nachgewiesen, dass die erste Durchbruchsstelle des Entoderms nach außen im jungen zweischichtigen Keim genau dort liegt, wo später die Mundöffnung sich befindet, dass niemals, weder auf früheren noch späteren Stadien eine ektodermale Einstülpung erfolgt. Die innere Schicht der Proboscis ist demnach vom Entoderm gebildet, und damit fällt von selbst die Möglichkeit eines ektodermalen Schlundrohrs. Diese Annahme ist auch aufrecht zu erhalten, wenn man verfolgt, wie GOETTE das Verschwinden der Taschenvorhänge darstellt (11, p. 669). Dieselben sollen sich horizontal

flach ausziehen und dem Peristom anschmiegen, wodurch aber die hintere Grenze des Schlundrohrs nicht ganz verschwinde, denn eine ringförmige Furche zeige diese Grenze noch später an, wofür die Figg. 94—97 als Beleg herangezogen werden.

Die eigenartige Differenzirung der Entodermzellen der Proboscis setzt sich auf das Peristom fort mit dessen peripherer Begrenzung sie gleichfalls aufhört. Man ist geneigt zu fragen, welche Bedeutung dieser ungewöhnlichen Zellvermehrung zuzuschreiben sei. Man kann für diese Erscheinung zwei Gründe anführen, da aus der Proboscis der Magenstiel, aus dem Peristom die subumbrellare Region der Meduse hervorgeht und zum Aufbau derselben ein großes Zellenmaterial erforderlich ist, und da zweitens bei der Nahrungsaufnahme gerade diese Theile des Polypen den größten mechanischen Einwirkungen ausgesetzt werden und sie daher besonders stark und widerstandsfähig sein müssen, kann nur ein verhältnismäßig dickes Entodermepithel diese Anforderungen erfüllen.

Einen wesentlich anderen Charakter zeigt das Entoderm im Gastralraum. Die Zellen lassen durchweg eine blasige Form erkennen und springen gegen den Magen unregelmäßig vor (Figg. 20, 25). Bisweilen eng zwischen einander eingekeilt, erscheint die Basis oft schmäler als der freie Rand, was sich dadurch leicht erklärt, dass hier die über die Nachbarzellen emporragenden Elemente zu rascherem Wachsthum Raum finden. Das Protoplasma ist weniger reichlich als im Ektoderm, und es zeigen sich viele Vacuolen im Inneren der Zellen. Meistens ordnet sich das Protoplasma an der freien Oberfläche der Zellen dichter an, als an den anderen Stellen. Auch eine Verschiedenheit der Größe der Kerne beider Blätter lässt sich, wenn auch nicht immer (Figg. 10, 22), so doch in vielen Fällen nachweisen (Figg. 20, 25).

An einzelnen Stellen im Entoderm sind Körnerzellen eingeschoben. Sie stellen lange kolbenförmige Zellen dar, deren Inneres mit Körnchen verschiedener Größe erfüllt ist (Figg. 21*c*, *Kz*). Diese Zellen heben sich stets durch ihre dunklere Färbung von den benachbarten scharf ab.

Den Entodermzellen des Gastralraumes fällt in erster Linie die Verdauung der eingeführten Nahrungskörper zur Aufgabe. Dieser Vorgang ist schon vielfach untersucht worden, ohne dass es gelungen wäre, eine einheitliche Theorie darüber aufzustellen. Allgemein unterscheidet man eine extra- und intracelluläre Verdauung, je nachdem die Stoffe außerhalb oder innerhalb der Zellen ihre Auflösung

erfahren. KRUKENBERG (7, p. 140) bekämpft nachdrücklich die intracelluläre Verdauung und will durch eingehende Versuche nachgewiesen haben, dass dieselbe ausschließlich an der Peripherie der Entodermzellen stattfinde und hierzu die unmittelbare Berührung der Substanz mit dem lebenden Gewebe nöthig sei. Die Nahrungskörper sollen eine Verschleimung erfahren, ohne dass ein verdauendes Sekret existire oder nachgewiesen werden könne. Wie der Forscher dann die Verdauung sich denkt, darüber macht er keine weiteren Angaben. Wenn sein Einwurf auch wohl berechtigt ist, dass die celluläre Aufnahme fester d. h. unverdaulicher Farbkörperchen keine Erklärung für die Verdauung voluminöser Fibrinmassen enthalte, so werden seine Versuche, so weit Aurelia in Frage kommt, doch durchaus nicht bestätigt. Hier finden sich beide Verdauungsarten thatsächlich vor. Fig. 12 *Vdz* zeigt einige Entodermzellen, die durch ihr Volumen auffallen und augenscheinlich mit der Verdauung beschäftigt sind. Die ganze Lappentasche ist mit Nahrung der verschiedensten Art vollgestopft. Die Figg. 21*a*, *b* illustriren dies bei starker Vergrößerung und führen uns einige interessante Einzelheiten vor. Fig. 21*b* giebt eine große typische Drüsenzelle wieder. Da in der Gastralhöhle ein freier enzymatischer Verdauungssaft nicht existirt, so wird dieser von einzelnen Zellen abgeschieden, sobald der Kontakt zwischen ihrer Peripherie und einem Nahrungskörper den Anstoß dazu giebt. Das Sekret entleert sich, umfließt den Fremdkörper und löst ihn auf. Fig. 21*a* scheint mir ein deutlicher Beweis gegen die Angaben KRUKENBERG's zu sein. Wir sehen hier, wie die phagocytären Zellen Nahrungskörper aufnehmen und können diesen Vorgang Schritt für Schritt verfolgen. Im Inneren der Zellen sind viele Vacuolen zu erkennen, in Folge dessen das Protoplasma eine netzförmige Struktur annimmt, die bald gröber bald feiner ist. Man bemerkt Kerne in verschiedenen Stadien der Auflösung und eine gelbe Zelle zur Hälfte aufgezehrt. In Fig. 21*b* liegt eine Zelle von offenbar derselben Art inmitten einer Entodermzelle und ist noch völlig erhalten. Fig. 21*c* bringt einige phagocytäre Zellen aus dem Stielkanal. Ein gelber Körper (Algenzelle) liegt vor den Entodermzellen. Eine Entodermzelle hat einen ähnlichen Körper schon aufgenommen und mit seiner Auflösung begonnen, die zweite stellt eine typische Körnerzelle dar, die vierte Entodermzelle scheint mit der Verdauung fertig zu sein, nach dem Füllungszustande und dem Reichthum an Protoplasma zu urtheilen. Als besonders eemerkenswerth hebe ich

noch hervor, dass es möglich war, Diatomeen innerhalb von Entodermzellen nachzuweisen.

Verschiedentlich fand ich in dem Entoderm Nesselzellen, die sich von denjenigen des Ektoderms nicht unterschieden (Figg. 12, 18, 27*a*). Fig. 9*a* lässt eine in Bildung begriffene Nesselkapsel erkennen. Einen solchen Reichthum, wie ihn HYDE (13, Figg. 77, 78) für *Cyanea* abbildet, habe ich bei *Aurelia* nie beobachtet.

Die Entodermzellen des Stiels unterscheiden sich nur in einigen nebensächlichen Punkten von denjenigen des Magenraums. Die Kerne liegen fast ausnahmslos an der Oberfläche, also dem Lumen des Kanals zugewandt; hier ist auch das spärliche Protoplasma angehäuft, während der mittlere und basale Theil der Zellen von Vacuolen, oft von einer einzigen großen erfüllt ist. Das Lumen des Kanals ist, dem Umfange des Stiels entsprechend, bald recht ansehnlich, bis unten in den Fuß hinabgehend, bald sehr klein. Im ersteren Falle sind die Zellen häufig zwischen einander eingekeilt und haben Birnen- oder Flaschenform. Der Kontour des Lumens zeigt dann große Unregelmäßigkeiten. Ist dagegen der Stielkanal eng, dann erscheinen die Zellen sehr voluminös, bald halbkugelig, bald halbelliptisch vorspringend, bald ausgesprochen pyramiden- oder kegelförmig, wobei die größte Breite der Zelle an der Basis liegt. Ich erwähnte im Anfang dieser Abhandlung, dass bisweilen der Stiel außerordentlich dünn ausgezogen sei. In solchen Fällen lässt sich der Stielkanal nicht bis zur Fußplatte verfolgen. In einer gewissen Höhe verschwindet er, und der Stiel wird solid, wie es bei *Cotylorhiza* die Regel ist. Die Zellen verschieben sich dann gegen einander, und es entsteht an der Basis des Fußes eine einreihige geldrollenartige Anordnung (Fig. 20), die eine Ähnlichkeit mit dem Tentakelentoderm hervorruft.

Ich möchte an dieser Stelle noch einer Erscheinung Erwähnung thun, die eine Symbiose zwischen Thier und Pflanze darstellt, nämlich der Anwesenheit von zahlreichen gelben Zellen, sogenannten Zoochlorellen im Entoderm (Figg. 20, 25). Diese Organismen siedeln sich sowohl in der Gastralhöhle wie im Stiel an und scheinen diejenigen Stellen zu bevorzugen, wo das Protoplasma am reichsten angesammelt ist. Daher sehen wir sie im Magen meistens an der Zelloberfläche (Fig. 25), im Stiel und Fuß in nächster Nachbarschaft des Kerns gelegen (Fig. 20). Theilungen kommen auch gelegentlich zur Beobachtung (Fig. 22).

Eine besondere Differenzirung des Magenentoderms stellen die

Täniolen dar. GOETTE (9, p. 11) lässt sie aus den an die vier Kanten des ektodermalen Schlundrohrs grenzenden Partien des Entodermepithels zuerst entstehen, während HEIN (4, p. 30) ihren Ursprung an diejenige Stelle verlegt, »wo die seitlichen Partien des Innenblattes in die der Mundscheibe übergehen«. CLAUS vertritt dieselbe Ansicht. Ich fand die Täniolen am stärksten entwickelt central von der Basis des interradialen Tentakels, da wo der Septalmuskel sich einsenkt. Die Entodermfalte lässt sich nun sowohl horizontal wie vertikal nach abwärts verfolgen. Was den ersten Punkt anlangt, so fand ich CLAUS' Ansicht (2, p. 14) vollauf bestätigt, dass die Täniole nicht bis zum Rande des Mundes verläuft, sondern, sich auf die Basis desselben beschränkend, einen kurzen Wulst centralwärts von jedem interradialen Tentakel entsendet. Über die Ausdehnung in vertikaler Richtung, die nach HEIN (4, p. 32) das erste Drittel des Centralmagens kaum überschreitet, nahm ich einige Messungen vor. Bei jüngeren Scyphistomen mit acht Tentakeln und 0,5 mm Größe sah ich die Täniole nur auf zwei Schnitten, während der ganze Centralmagen auf sieben sich nachweisen ließ. Man sieht hieraus, dass die Angaben HEIN's zu Recht bestehen. Mit zunehmender Größe der Larve tritt auch eine Oberflächenvergrößerung der Täniole ein; denn es ist nur natürlich, dass das Scyphistoma diejenige Körperschicht, welcher die Nahrungsaufnahme obliegt, zu vergrößern sich bestrebt, um die in stärkerem Verhältnis zunehmende Gesammtkörpermasse ernähren zu können. Es tritt also bei unserer Larve zunächst eine Vermehrung der Zellen an der Peripherie der Täniole ein (Fig. 22), so dass dieselbe sich weiter in die Gastralhöhle erstreckt. Die Kerne sind kleiner und liegen in verschiedener Höhe, die Zellen schmaler und reicher an Protoplasma. Gelegentlich lässt sich eine Kerntheilung konstatiren (Fig. 22), auch Nesselzellen sind nachweisbar.

Diese eigenartige Differenzirung des Täniolenrandes hat eine verschiedene Deutung erfahren. Während GOETTE in seiner Monographie (9, p. 12 und 15) das Ektoderm bis zur Schlundpforte gehen und die Mesenterialfilamente aus den Septen d. h. entodermal entstehen lässt, behauptet er in seiner späteren Arbeit (11, p. 653), dass das Ektoderm des Schlundrohrs längs der Magenfalten hinabwachse. HYDE, welche allerdings nicht *Aurelia aurita* sondern *A. marginalis* und *flavidula* untersuchte, vindicirt den Magenfilamenten gleichfalls einen ektodermalen Ursprung. Beide Autoren haben die Thatsache für sich, dass ein solcher Vorgang bei den Anthozoen notorisch ist. Bei der Durchsicht vieler Serien habe ich genau

darauf geachtet, ob ich einen Zusammenhang zwischen der Differenzirung des Täniolenrandes und derjenigen des Peristoms, wo wir eine ähnliche Erscheinung bereits kennen gelernt haben, nachweisen konnte, jedoch ist dies in keinem Falle gelungen. Ich muss diese Bildung daher als eine rein lokale Differenzirung des Entoderms betrachten.

Bei weiterer Vermehrung der Zellen fängt die Täniole an sich in Falten zu legen (Fig. 23) und kleine tentakelähnliche Fortsätze zu bilden. Die Kerne liegen sehr dicht, sind sehr klein geworden, und die Zellen haben Cylinderform angenommen. Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 24*a* von einem 2,5 mm großen Scyphistoma. Hier haben sich an der äußersten Peripherie schon jene Kräuselungen angelegt, die als Mesenterialfilamente bekannt sind. Ich habe auch bei diesen älteren Stadien Messungen vorgenommen, um die Ausdehnung der Täniolen in vertikaler Richtung festzustellen. Bei dem Fig. 23 zu Grunde liegenden Präparat verhält sich die Länge der Täniole zu derjenigen des ganzen Centralmagens wie $210\,\mu : 360\,\mu = 7:12$. Dieselbe Ermittelung ergab für Fig. 24 *a* das Verhältnis von $180:320 = 9:16$. Wir können hieraus den Schluss ziehen, dass beim älteren Scyphistoma die Täniole über etwas mehr als die Hälfte der Gastralhöhle sich erstreckt, um dann in der Wandung zu verstreichen. Dieser Befund stimmt auch mit dem Totalbilde Fig. 24*b* wohl überein. Die Figg. 2 und 3 geben die Täniolen wieder, wenn man von oben in den Magen hineinschaut, in Fig. 2 haben sie eine normale Größe, in Fig. 3 dagegen erscheinen sie mächtig aufgebläht, so dass sie sich fast berühren. Im weiteren Verlauf der Entwicklung liefern die Täniolen die Anlage der Gastraltentakel für die Ephyra, ein Vorgang, der sich einleitet, sobald durch das Auftreten der Septalostien die Kontinuität der Täniole mit der entodermalen Gastralwand unterbrochen ist.

Dies leitet uns über zu der Taschenbildung, einem Gebiete, welches noch weit davon entfernt ist, in allen seinen Einzelheiten völlig aufgeklärt zu sein. Vielleicht gelingt es mir, einen kleinen Theil dazu beizutragen. Die von Goette in seiner Monographie (Nr. 9) niedergelegte Ansicht über diesen Punkt ist kurz folgende: Durch die Anlage des ektodermalen Schlundrohrs werden vier Magentaschen gebildet, zwar nicht zugleich, aber doch bald hinter einander, und alle vier sind dann mit Entoderm ausgekleidet und stellen Divertikel der Gastralhöhle dar, welche durch die bald darauf entstehenden Täniolen getrennt sind. Schlundrohr und Taschen bleiben auch

später bestehen, denn zu keiner Zeit stimmt das Scyphistoma mit einem Hydroidpolypen überein (9, p. 16).

Bei dem Bestreben Goette's, an dem Scyphistoma eine den Anthozoen gleiche Organisation nachzuweisen, ist es interessant, die Arbeit Appellöf's über Aktinien-Entwicklung zum Vergleich heranzuziehen. Der Verfasser weist nach (16, p. 68), dass die Taschenbildung nicht der primäre Entwicklungsvorgang bei den Anthozoen ist, dass vielmehr, so wie von Hein für *Aurelia* nachgewiesen, die Entodermfalten zuerst entstehen, die, wenn sie zu Septen auswachsen, zur Bildung der Interseptalfächer oder Magentaschen führen. Appellöf hält daher die Begründung, welche Goette für eine nähere Verwandtschaft zwischen der Scyphula und den Anthozoen in diesen Vorgängen sucht, für nicht berechtigt.

Nachdem die Septalostien einen kontinuirlichen Magentaschenraum geschaffen haben, erheben sich über den vier Magentaschen die vier perradialen breiten Lappentaschen, und unter den Septaltentakeln zeigen sich konische Läppchen, die Anlage der vier interradialen Lappentaschen. Diese Angaben hat Goette in seiner *Pelagia*-Arbeit (11, p. 667) ganz erheblich modifizirt: Von den vier durch das Schlundrohr bedingten Magentaschen bleiben nur die beiden in der Hauptebene vom Entoderm ausgekleidet, diejenigen der Querebene aber werden vom Ektoderm gebildet, denn sie sollen durch eine Ausstülpung des ektodermalen Schlundrohrs entstanden sein. Die Vermehrung auf acht Taschen geschieht durch Dreitheilung der ektodermalen Taschen der Querebene (11, p. 672), so dass sechs Taschen eine ektodermale und nur zwei eine entodermale Auskleidung haben. Dadurch, dass bei zunehmendem Wachsthum der Larve die Taschenvorhänge sich spalten, um sich dem Peristom anzuschmiegen (11, p. 669), sollen die acht Taschen zwar etwas verwischt werden, aber doch noch immer nachweisbar sein (11, p. 682). Die acht Taschen lassen darauf unter den Peristomecken konische Blindsäcke hervorgehen, die als Anlagen der acht Lappentaschen gedeutet werden (11, p. 673, Fig. 97). Jedoch mache sich ein Unterschied zwischen den perradialen und interradialen dadurch bemerkbar, dass die ersteren, höher hinaufreichend, das Peristom emporheben, die letzteren dagegen, etwas tiefer liegend, in horizontaler Lage unter dem Peristom einige Zeit verharren. Bei den vier perradialen Taschen sollen die der Hauptebene sich wieder etwas höher hinauf erstrecken, als die der Querebene. Alle diese kleinen Unterschiede glichen sich erst später aus. Goette macht an verschiedenen Stellen (11, p. 680) darauf

aufmerksam, dass die Entwicklung der *Pelagia* und *Aurelia* in allen wesentlichen Punkten (besonders wird die Reihenfolge der acht Taschen genannt) gleich verlaufe.

HEIN konnte bei jungen Scyphistomen keine Magentaschen finden, sondern nur Magenrinnen (4, p. 37) und betrachtet nicht das Anthozoon, sondern den Hydroidpolypen als Vorstufe in der Entwicklung der *Aurelia*-Larve. Dieser Ansicht muss ich mich anschließen. Ich fand sowohl auf Längs- wie Querschnitten zuerst die Bildung von Taschen auf dem achttentakeligen Stadium (Fig. 25). Die Tasche macht durchaus den Eindruck einer Neubildung, sie erhebt sich nahezu senkrecht zur Oberfläche des Peristoms, welches hervorgewölbt wird. Einige Schnitte weiter zeigt sich eine konform angelegte zweite Tasche, der ersten diametral gegenüber. Die Ausstülpung ist um so mehr als echte Tasche anzusprechen, als sie nicht mit der Basis eines Tentakels zusammenfällt. Dass ausgewachsene Tentakelbasen eine Tasche vortäuschen können, davon konnte ich mich bei Durchsicht der Serie ebenfalls überzeugen. Querschnitte zeigten einen Fall, wo die Bildung der Taschen in der einen Ebene thatsächlich etwas vorauseilt, so dass GOETTE's Angaben in diesem Punkte eine Bestätigung finden; aber es scheint sich diese geringe Verschiedenheit bald wieder auszugleichen, denn ich habe sie später nie wiedbr beobachtet. Was die Auskleidung der Taschen anlangt, so muss ich konstatiren, dass dieselbe ausschließlich durch echtes Entoderm geschieht.

Die Figg. 26, 27*a* mögen dazu als Beleg dienen. Die beiden neben einander liegenden Taschen müssen nothgedrungen zwei verschiedenen Achsen angehören, keine von beiden lässt aber eine besondere Differenzirung der inneren Auskleidung erkennen.

Sobald das Scyphistoma eine gewisse Größe erreicht hat (1,5 bis 2 mm, 16 Tentakel), beginnen sich die Septalostien zu bilden (Figg. 27*a*, *b*). Sie erscheinen zuerst als kleine Öffnungen im Septum hoch oben unter der Proboscis. Der Durchbruch setzt sich nach unten hin allmählich fort, die vier Magentaschen kommuniciren jetzt mit einander, und der Ringsinus (CLAUS) oder der Magentaschenraum (GOETTE) ist entstanden. Dies ist eine Vorbedingung für die Vermehrung der vier Magentaschen auf acht Lappentaschen. Die vier neuen Taschen entstehen nämlich bei *Aurelia* nicht durch Dreitheilung der Taschen der Querebene, sondern, in acht Zipfeln fortwachsend, selbständig direkt über den Septalostien. Es gehen also die interradialen Lappentaschen aus den benachbarten Theilen zweier

Magentaschen hervor. Dass die perradialen Taschen höher hinaufreichen sollen als die interradialen, konnte ich nicht bestätigen. Dies scheint mir schon aus dem Grunde unmöglich, weil die Ostien die höchste Lage, welche überhaupt nur denkbar ist, einnehmen, und eine Taschenbildung über ihnen sofort in und über das Niveau der perradialen Taschen rücken muss.

In diese Zeit fällt auch die Entstehung von Muskelfibrillen an der subumbrellaren Seite der Lappentaschen. Sie verlaufen radiär und werden als quergestreifte Fibrillen in großer Anzahl von den Ektodermzellen an deren Basis ausgeschieden. Langsam schreitet die Entwicklung der acht Lappentaschen weiter fort (Fig. 4), die auf ihrem Rande die Tentakel in der Anfangs beschriebenen Anordnung tragen und bestimmt sind, die acht Stammlappen der Ephyra zu bilden.

Da wo sich im Ektoderm die Anlage des Sinneskörpers vorbereitet, entsendet das Entoderm der Lappentasche einen Fortsatz in Form einer Ausstülpung (Fig. 17). Diese Betheiligung ist um so auffälliger, als im Allgemeinen bei den Cölenteraten die Sinnesorgane sich nur aus dem Ektoderm differenziren; die Scheibenquallen machen mit den Narko- und Trachymedusen hingegen eine Ausnahme. Bezüglich der Histologie dieses Gebildes vertritt GOETTE (9, p. 34) die Ansicht, dass in dem kolbenförmigen Ende des Sinneskörpers sich ein solider entodermaler Zellhaufen anlege, und dass auf diesem Stadium Krystalle noch nicht zur Ablagerung kämen. CLAUS (3, p. 27) dagegen findet in jedem Zellhaufen eine centrale Höhle, um welche die Zellen des Entoderms sich gruppirten; Krystalle würden schon jetzt abgelagert.

Beide Forscher stimmen darin überein, dass der Stiel des Sinneskörpers hohl sei. Meine Befunde halten gewissermaßen zwischen beiden Autoren die Mitte.

An ein und derselben Serie war es möglich, bei den verschiedenen Sinneskörpern derselben Larve Folgendes zu konstatiren:

1) eine centrale Höhle und Anordnung der Entodermzellen um dieselbe (Fig. 17),

2) eine kleine centrale Höhle und unregelmäßige Anordnung der Entodermzellen, welche sich zwischen einander einkeilten,

3) einen soliden Zellhaufen, die Zellen in einander geschoben oder geldrollenartig angeordnet. Wahrscheinlich haben wir hier drei verschiedene Phasen vor uns. Krystalle konnten aber in keinem Falle jetzt schon nachgewiesen werden.

Als letztes bleibt mir unter dem Entoderm noch der Über-

gang des Darmentoderms in das des Tentakels zu behandeln übrig. Die Hydroidpolypen lassen in diesem Punkte mannigfaltige Variationen erkennen: bald erscheinen Tentakel und Gastralentoderm scharf von einander geschieden, indem die Anordnung der Entodermzellen an der Ursprungsstelle der Tentakeln keinerlei Störung zeigt, und das Tentakelentoderm der Außenseite des Gastralentoderms einfach aufliegt, bald ist das Darmentoderm an dieser Stelle unterbrochen, und die ersten Zellen des Tentakels nehmen an der entodermalen Auskleidung des Magens mit Theil. Bei Durchsicht zahlreicher Serien sah ich an *Aurelia* das in Fig. 28 wiedergegebene Verhalten. Die Gastralhöhle schließt sich durch eine kontinuirliche, bogenförmig verlaufende Zellschicht gegen das Tentakelentoderm ab. Das letztere schiebt zunächst zur Ausfüllung über dem Bogen einige keilförmige Zellen ein, um dann sofort die großen, geldrollenartig geordneten, relativ plasmaarmen Achsenzellen zu liefern. Diese sind von einer festen Membran umgeben und enthalten eine helle Flüssigkeit, welche das fein granulirte Protoplasma allseitig umgiebt. Die Form der Zellen ist je nach dem Kontraktionszustand der Tentakel sehr variabel. An der Peripherie des Entoderms werden zahlreiche feine Ringfibrillen ausgeschieden, die in Verbindung mit den schon erwähnten Längsfibrillen des Ektoderms die überaus große Beweglichkeit der Tentakel erklärlich machen. Die Ringfibrillen sind erheblich feiner als die Längsfibrillen und bei jüngeren Individuen von einer Zartheit, dass sie selbst bei Gebrauch der stärksten Vergrößerungen leicht übersehen werden können. Fig. 29 stammt von einem 4 mm großen Scyphistoma, dessen Tentakel tangential angeschnitten ist und beide Arten von Fibrillen zur Anschauung bringt. Die Ringfibrillen sind gut um $^1/_3$ kleiner als die Längsfibrillen. Unter Ölimmersion war es möglich, eine feine Querstreifung nachzuweisen, jedoch muss man sich in diesem Punkte sehr vor Täuschungen hüten, denn es ziehen oft feine Protoplasmafäden, besetzt mit regelmäßig vertheilten Plasmakörnchen, in derselben Richtung wie die Fibrillen. Bei hoher und niederer Einstellung aber lassen sich beide Gebilde wohl aus einander halten. Ich mache noch auf die merkwürdige Erscheinung aufmerksam, dass die Fibrillen hier und da verzweigt sind.

4. Das Mesoderm.

Die zwischen beiden Blättern der Larve sich hinziehende Stützlamelle ist zunächst sehr schmal und völlig homogen. Sobald aber

das achttentakelige Stadium erreicht ist, beginnt sie, ihr Volumen zu vergrößern und zwar zunächst in den Magenfalten, ein Vorgang, der Hand in Hand geht mit der schon beschriebenen Zellvermehrung an dieser Stelle. Die verdickte Stützlamelle steht oft nur durch einen sehr feinen Strang mit der übrigen Stützsubstanz der Leibeswand in Verbindung (Fig. 19). Bisweilen werden sogar die Magenfalten durch massenhafte Vermehrung der Zwischensubstanz blasig aufgetrieben (Fig. 2). Auch da, wo sich die Entodermfalte zur Bildung der Täniole erhebt, tritt die Stützlamelle stärker auf, aber weder hier noch an anderen Stellen war eine Differenzirung derselben in zwei Schichten, von denen die eine dem Entoderm, die andere dem Ektoderm anliegt, nachzuweisen. Über das Auftreten von Zellen sind hinsichtlich des Zeitpunkts die Ansichten der Autoren verschieden. GOETTE (9, p. 13) fand Zellen in der Gallerte erst im Ephyra-Stadium, CLAUS (1, p. 15) sah bereits Zellen mit kurzen Ausläufern auf jüngeren Stadien, war aber im Zweifel, ob nicht künstliche Verschiebungen von Entodermzellen vorliegen könnten. HYDE (13, p. 558) sah schon im achttentakeligen Stadium Kerne und Fibrillen in der Gallerte und leitete die ersteren aus dem Entoderm ab. Wenn ich auch bei *Aurelia aurita* nicht massenhaft Zellen und gar schon Fibrillen auf einem so jungen Stadium finden konnte, so traf ich doch gelegentlich in der Stützsubstanz der Täniolen aus dem Entoderm auswandernde Zellen an (Fig. 22). Mit zunehmender Größe der Larve traten diese Mesenchymzellen reichlicher auf, auch eine unregelmäßige, zarte, faserige Struktur machte sich bemerkbar (Fig. 23, 24). Dieser Vorgang setzt sich fort, und so ist es nicht schwer, bei alten Scyphistomen von 4 mm ein typisches faseriges Bindegewebe zu konstatiren (Fig. 31). Die Fasern liegen theils einzeln und sind dann sehr zart, theils sind sie zu Bündeln zusammengefasst und bilden so derbe Faserzüge. Die Zellen zeigen Fortsätze nach allen Richtungen und lassen Kerne deutlich erkennen; wir haben in ihnen richtige Bindegewebszellen vor uns.

Es bleibt mir noch übrig, einige Worte über den Ursprung dieser Zellen anzufügen. CLAUS und HYDE leiten sie vom Entoderm ab, eine Ansicht, die zweifellos richtig ist — meine Figg. 21—23 sprechen auch dafür —, nur ist dies nicht der einzige Modus ihrer Entstehung. Der in Fig. 24*a* wiedergegebene Befund, dass eine Zelle der Stützsubstanz dem Ektoderm dicht anliegt, veranlasste mich, diese Sache weiter zu verfolgen. Fig. 30 stellt das Ektoderm eines 1,5 mm großen Thieres dar und zeigt nicht nur, dass sie auch aus dieser Körperschicht ihren Ursprung nehmen können, sondern auch wie sie

sich aus dem Zellverbande loslösen. Die betreffende Ektodermzelle verlegt ihren Kern basalwärts, schiebt das Protoplasma nach, nimmt auf diese Weise Birnenform an und zieht dann mit Leichtigkeit den schmalen peripheren Theil nach sich. In die Stützlamelle gelangt, strecken solche Zellen sofort amöboide Fortsätze aus, es sind richtige Mesenchymzellen aus ihnen geworden.

II. Ausbildung der Ephyra.

1. Strobilation.

Drei Gebilde, welche beim Aufbau der Ephyra eine große Rolle spielen, wurden im vorigen Abschnitte bereits erwähnt: die Anlage der acht Lappentaschen, die Sinneskörper und der Peristomtrichter. Bevor ich die weitere Entwicklung schildere, muss ich einen Vorgang behandeln, der in der Zeit seines Auftretens sehr variabel ist und in seiner Deutung zu mannigfachen Kontroversen Veranlassung gegeben hat, nämlich die Strobilation. CLAUS (2, p. 9) fasst den Process so auf, dass zunächst die Einschnürung des Scyphistomaleibes einsetze, und mehrere Segmente in zunehmender Größe vom Munde zum Stiel entständen. Noch ehe diese Erscheinung aber ihren Abschluss erreicht habe, bildeten sich am vorderen Ende eines jeden Segments acht Vorwölbungen, die Anlagen des Lappenkranzes; hieraus gingen die Randlappen nebst Sinneskolben hervor. Ferner hält der Autor die Strobilation für einen integrirenden Theil der Ephyra-Bildung. Ganz anderer Ansicht ist GOETTE (9, p. 39): Die Sonderung der oralen Hälfte von der unteren Stielhälfte, die schon an achttentakeligen Larven eben so bestehen könne, wie an Thieren mit weit vorgeschrittener Ephyra-Bildung, gehöre gar nicht zur Strobilation, erst die beginnende Durchschnürung beider Theile bedeute den Eintritt der Strobilation. Ich muss mich dieser letzten Ansicht anschließen und kann die Fig. 4 und 20 als Beleg anführen, wobei ich bemerke, dass die Fig. 20 sich auf ein achttentakeliges Scyphistoma bezieht. Wann nun die richtige Strobilation beginnt, darüber bestimmte Angaben zu machen bin ich außer Stande. Die in Fig. 32 wiedergegebene junge Larve von 0,48 mm lässt schon unzweideutig eine beginnende Durchschnürung äußerlich wie innerlich erkennen, obgleich von Peristomtrichtern, Septalostien, Lappentaschen etc. noch nichts wahrzunehmen ist. Andererseits sah ich zahlreiche Strobilae mit Lappentaschen an der oberen Scheibe, mit tiefen Peristomtrichtern, aber noch ohne Sinneskolben und ohne Rückbildung

der Tentakel. In noch anderen Fällen fand ich Strobilae mit großen Lappentaschen, Trichtern, relativ weit ausgebildeten Sinneskörpern und ausgesprochener Tentakelrückbildung. Diese Befunde bestärken mich in der Annahme, dass die Strobilation ein Vorgang ist, der unabhängig mit der *Ephyra*-Bildung läuft.

Der Vorgang spielt sich nun in folgender Weise ab: In einigem Abstande vom Tentakelkranze beginnt sich eine zuerst seichte Furche zu bilden, die tiefer und tiefer geht und den Leib der Larve in eine schüsselförmige obere Hälfte und in eine untere, die Stielhälfte theilt. Die letztere schwillt an ihrem oberen Ende alsbald kolbig an, schnürt sich etwas unterhalb wieder ein, und dieser Vorgang kann sich vielfach wiederholen. Wir haben in diesem Falle eine polydiske Strobila vor uns. Vollzieht sich der ganze Process langsamer, und löst sich das erste Stück als fertige Ephyra schon ab, bevor eine zweite Einschnürung des Stiels erfolgt ist, zeigt also die Larve stets nur eine Scheibe, so spricht man von einer monodisken Strobila. Beide Arten unterscheiden sich noch dadurch, dass im ersteren Falle die unter der oberen Ephyra abgeschnürte zweite Scheibe einen Tentakelkranz nicht bildet, während im letzteren Falle nach Ablösung der Ephyra der Stiel seinen Tentakelbesatz häufig regenerirt. In diesem Punkte muss ich Goette's Angaben (9, p. 39) bestätigen; in der Art und Weise jedoch, wie die endgültige Trennung der Scheibe vom Mutterthier erfolgt, weichen meine Resultate etwas ab. Goette (p. 40) will zwei Modi beobachtet haben:

»1) Der Stiel schrumpft dicht unter der Ephyra-Scheibe zu einem dünnen Strang zusammen und schwillt unterhalb der Einschnürung wieder an. Die Längsmuskeln atrophiren, Centralmagen und Magenrinnen schließen sich über dem Stiel durch Verschmelzung ihrer ganzen entodermalen Wand, und das Ektoderm setzt sich auf den Stiel fort.

2) Die Muskeln atrophiren nicht, und der Stiel wird vierkantig an der Einschnürungsstelle. Hier beginnt dann eine Auflösung des Ektoderms und Entoderms, so dass die vier Stränge allein die Ephyra noch halten. Nachdem die Muskeln durchgerissen sind, besitzt die freigewordene Ephyra eine weite Öffnung am Scheitel ihrer Exumbrella, deren Verwachsung wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie im ersten Falle eine Abplattung des Centralmagens zur Folge hat.«

Meine Beobachtungen ergaben, dass sich noch unmittelbar vor der Abschnürung die Muskeln von der oberen, stets durch besonderen Umfang ausgezeichneten Ephyra völlig intakt bis unten in den Fuß

hinabstrecken. Sie sind mächtig entwickelt, haben zahlreiche Kerne und imponiren als vier starke Eckpfeiler. Das Entoderm zeigt die von Goette beobachtete Verschmelzung an der Einschnürungsstelle, und das Ektoderm setzt sich von der oberen Scheibe zur unteren fort. Der Stiel ist unterhalb der Einschnürung stets kolbig angeschwollen und selbst, nachdem sich vier bis fünf Scheiben angelegt haben, lässt er noch leichte Wellenlinien erkennen, eine Andeutung, dass weitere Segmente vorbereitet werden. Die Einschnürungen gehen zunächst interradial nur bis an die Septalmuskeln heran, perradial dagegen erstrecken sie sich tief in den Polypenleib hinein. Auf Querschnitten suchte ich nach der vierkantigen Form des Stiels. Die von Goette (9, Fig. 57) gegebene Abbildung fand ich nicht bestätigt, vielmehr erschienen mir die Einbuchtungen sehr unregelmäßig; der Querschnitt sah gelegentlich herzförmig, in anderen Fällen **S**-förmig aus. Freie Ephyren mit einem Scheitelloch habe ich niemals beobachtet; nach dem Vorhergehenden ist ein solcher Befund auch unwahrscheinlich. Das Ektoderm hat sich bei der Durchschnürung in den Perradien der Hauptachse sehr genähert. Reißen jetzt die Muskeln durch, so schreitet die seitliche Einschnürung bis zum Centrum vor. Die Muskelstümpfe ziehen sich in die Ephyra zurück, und das Ektoderm schließt sich auch über ihren früheren Durchtrittsstellen.

Bei der Beobachtung der Larven im Aquarium war mir aufgefallen, dass dieselben im Stadium der Strobilation eine eigenthümliche gelblich-weiße Trübung ihres Gewebes zeigten, und ich versuchte, die Ursache dieser Erscheinung auf Längs- und Querschnitten zu erforschen. Auf den ersten Blick schienen die Ektodermzellen an ihrer Oberfläche eine gelbe Cuticula zu besitzen, die bald schmaler bald dicker die Peripherie der Zellen einsäumte und eine sehr feine körnige Struktur zu haben schien. Unten im Stiel traten innerhalb derselben größere gelbe Zellen auf (Zoochlorellen), welche sich auch hier und da im Entoderm wiederfanden. Zugleich gewahrte ich aber im Entoderm einzelne sehr kleine gelbe Körperchen, die in der Größe und Farbe mit denjenigen im Ektoderm identisch waren. Bei sehr starker Vergrößerung löste sich dann die angebliche Cuticula in lauter winzige gelbliche runde Gebilde auf, die ich als Bakterien, speciell Kokken auffassen möchte. Hierfür spricht der Umstand, dass sie stellenweise sich in geschlängelten Reihen zu einer Art Kette hinter einander anordnen, wie dies bei den Streptokokken z. B. allgemein bekannt ist. An zahlreichen Stellen gelang der Nachweis, dass sie

in Reihen hinter einander die Ektodermzellen durchsetzen und so ins Entoderm gelangen. Somit glaube ich, die Gelbfärbung der Strobila durch eine massenhafte Invasion von Kokken und Zoochlorellen erklären zu können.

2. Rückbildungen.

Mit der weiteren Entwicklung der jungen Ephyra hängen einige Rückbildungserscheinungen zusammen und zwar betreffen sie die Tentakel, die Peristomtrichter und Septalmuskeln.

Bezüglich der Tentakel vertritt CLAUS die Ansicht, dass diese Gebilde auf dem Wege einer successiven Schrumpfung (Atrophie) verschwinden (2, p. 10; 3, p. 27), während GOETTE (9, p. 34) zwei Arten der Tentakelrückbildung beschreibt: 1) Abfall durch Einschnürung an der Basis, wobei das Ektoderm sich verdickt und das Entoderm sich auflöst, 2) fortschreitende Schrumpfung von der Spitze zur Basis und nachfolgender Schwund der meistens geknöpften Stummel durch Atrophie. Meine Beobachtungen ergaben, dass beide Forscher im Recht sind. Die Einschnürung vollzieht sich in folgender Weise: An der Basis des Tentakels bildet das Ektoderm eine ringförmige Falte, welche den ganzen Tentakel bis auf einen schmalen Spaltraum durchsetzt (Fig. 33). Hier hat das Entoderm, das in der früher beschriebenen Weise (Fig. 28) sich gegen das Tentakelentoderm abgrenzte, neue Zellen gebildet, welche die Achsenzellen des Tentakels napfförmig umgreifen. Die Folge der tiefen Einschnürug durch das Ektoderm ist, dass die Ernährung des Tentakels unterbrochen wird, wodurch sowohl das Ektoderm wie Entoderm des Tentakels ein verändertes Aussehen gewinnt. Das stark verdickte Ektoderm erscheint erheblich heller als an anderen Stellen der Ephyra, in Folge der geringeren Menge an Protoplasma (Fig. 18). Die Kerne, kleiner als sonst und in verschiedenen Höhen, nehmen absonderliche Formen an: länglich, birnenförmig, spitz-oval, eiförmig. Die früher so großen Chordazellen sind stark geschrumpft, sowohl in der Längsrichtung des Tentakels als quer dazu. In Folge dessen rücken die Kerne näher zusammen. Wir sehen an ihnen die verschiedensten Phasen der Desorganisation. Die Kerne erscheinen zunächst heller als sonst, weil sie chromatinärmer geworden sind. Der Kontour wird unregelmäßig und zeigt sich gelegentlich an einer Stelle eingebuchtet, so dass eine Herzform entsteht. Fig. 34*b* illustrirt dies Verhalten, welches noch interessanter dadurch wird, dass zwei nucleolusartige Gebilde im Innern gelegen sind. In anderen Fällen bleiben die Umrisse

noch erhalten, während im Innern die chromatische Substanz und die Nucleoli zunächst zerstört werden und in viele Stücke zerbröckeln. Stellenweise ist dieser Process schon so weit gediehen, dass die Kerne nur noch als blasse und unregelmäßige Körperchen zu erkennen sind. Dieser ganze Process führt also dazu, dass der Tentakel in toto abgeworfen wird.

Anders vollzieht sich die Rückbildung der Tentakel durch Schrumpfung (Fig. 35). Da, wo das Entoderm der Lappentasche normal in das Tentakelentoderm übergeht, findet nicht, wie oben, durch Zellvermehrung ein dichter Abschluss statt, sondern im Gegentheil eine Auflösung, indem sich hier zahlreiche mit amöboiden Fortsätzen versehene phagocytäre Zellen bilden, die in den Tentakel hineinwandern und zunächst dessen Entoderm und im Anschluss daran auch das Ektoderm auflösen. Kowalevsky (8) beschreibt bei den Ascidien, wie die Mesodermzellen sich an die Ektodermzellen anlegen, sie einbuchten, einen Fortsatz hineinsenden, den Kern bei Seite schieben und durch das Ektoderm hindurchwandern, ein Vorgang, der sich in manchen Punkten mit meiner Beobachtung der Phagocyten berührt. Das Tentakelentoderm ist glashell geworden und Protoplasma nicht mehr nachweisbar. Das Ektoderm erfährt, wie beim vorigen Modus, eine Verdickung nur noch in verstärktem Maße. Theils dringen die phagocytären Zellen zwischen die Ektodermzellen ein, theils wandern die letzteren selbst nach innen; in beiden Fällen vollzieht sich eine wahrscheinlich fettige Desorganisation. Der Kern liegt dann am einen Pol des eiförmigen Plasmadetritus. Diese Gebilde ähneln sehr den zahlreichen Nesselkapseln, deren Membran nebst Inhalt denselben Process durchmacht, wie das übrige Ektoderm. Bei einer so weitgehenden Auflösung werden naturgemäß auch die Muskelfibrillen nicht verschont bleiben. Sie heben sich vom Ektoderm ab und gelangen mehr ins Innere des Tentakels, wo sich ihnen phagocytäre Zellen anlegen und sie successive einschmelzen. Bemerkenswerth bleibt aber, dass die am äußersten Tentakelende befindlichen Ektodermzellen sich vor dieser Zerstörung schützen, indem sie eine eigenartige basale cuticulare Kappe absondern, die sie vom übrigen Ektoderm und Entoderm ziemlich scharf scheidet. Die Zellen an der Tentakelspitze sind außerordentlich lang und basal fein zugespitzt, enthalten hier und da Nesselkapseln mit körnigem Inhalt und zeigen an ihrer Basis eine Verdickung. Da die Zellen dicht neben einander liegen, scheinen diese basalen Verdickungen eine Kappe zu bilden.

Über das endgültige Schicksal des Peristomtrichters (Septal-

trichter GOETTE's) gehen die Meinungen der Autoren sehr aus einander. Während GOETTE (9, p. 41) dem Trichter eine große Bedeutung zuschreibt und aus ihm die Subgenitalhöhle der Meduse ableitet, sieht CLAUS (3, p. 32) in ihm »lediglich eine in dem endständigen Abschnitte des Muskels auftretende Invaginationshöhle, nach deren Resten man bei der Ephyra vergeblich suchen würde«. Dem gegenüber betont GOETTE (10, p. 33), »dass er den Trichter noch bei fertigen Ephyren als deutliche Einsenkung der Subumbrella mit einem fadenförmigen Fortsatze nachweisen konnte«. Mein Befund nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden Autoren ein: Der Trichter liefert nicht die Subgenitalhöhle, er ist aber eine Höhle, die sammt einem Muskelrest noch bei der freischwimmenden Ephyra deutlich zu sehen ist. Um zu eruiren was aus dem Trichter werde, stellte ich Messungen bei drei verschieden weit entwickelten Thieren an und fand Folgendes:

Größe der Objekte	Tiefe des Trichters	Breite des Trichters
I = 2,2 mm	112 μ	475 μ
II = 3,7 »	23 μ	14 μ
III = 5,0 »	9 μ	33 μ

Hieraus geht zur Evidenz hervor, dass der Trichter mit der Zeit eine völlige Rückbildung erfährt, indem er aus der Tiefe nach und nach bis zum Niveau der Subumbrella hinaufgezogen wird. Die auf diese Weise an der Oberfläche disponibel werdenden Ektodermzellen finden Verwendung beim Aufbau zweier Theile der Larve, die in dieser Zeit eine mächtige Entwicklung erfahren: des Magenstiels und der Subumbrella. Der erstere geht aus der Proboscis hervor und stellt ein langes schlauchförmiges, vierkantiges Rohr dar, die letztere ist die flächenhafte Ausbreitung des Peristoms. Beide, Proboscis und Peristom, haben sich, wie ich schon früher erwähnte, in ihrem entodermalen Theile durch massenhafte Zellvermehrung auf diese Oberflächenvergrößerung eingerichtet. Das dazu nöthige Ektoderm liefert zum Theil der Peristomtrichter. Bei seinem Verschwinden wirken zwei Komponenten, eine vertikale und eine horizontale. Gewisse Beobachtungen an Durchschnitten von Trichtern (Fig. 15*a*) lassen die Annahme berechtigt erscheinen, dass beide Komponenten nicht gleich stark sind. Ich machte an anderer Stelle schon darauf aufmerksam, dass die centrale Partie des Trichters sich in auffälliger Weise von der peripheren histologisch unterscheidet: hier zahlreiche,

dicht an einander gedrängte schmale Zellen, dort wenige, weil stark aus einander gezogene Zellen. Hieraus glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass der Magenstiel in der gleichen Zeit schneller in die Länge wächst, als die Subumbrella in die Breite. Es werden somit die central gelegenen Zellen des Trichters schneller aufgebraucht als die peripheren und erfahren dadurch zuerst eine Dehnung und Abflachung. Bei den frei schwimmenden Ephyren von 4—6 mm Durchmesser lässt sich der Trichterrest nur als seichte Einbuchtung central von den Gastraltentakeln nachweisen (Fig. 36), wobei ein kurzer kegelförmiger Anhang, der geschwundene Septalmuskel, den sicheren Beweis liefert, dass wir es hier wirklich mit dem rückgebildeten Trichter zu thun haben. Ich wählte für diese viel umstrittene Bildung den Namen »Peristomtrichter«, weil derselbe weder im Muskel liegt noch die Subgenitalhöhle hervorgehen lässt, sondern lediglich eine vom Peristom aus erfolgende vorübergehende ektodermale Einwucherung in die Täniole darstellt. Ob später an derselben Stelle die Subgenitalhöhle selbständig entsteht, ist nicht festgestellt worden. Die angezogene Fig. 36*a* giebt noch einige Querschnitte und einen Längsschnitt durch die Gastraltentakel wieder und zeigt die Entstehung derselben als Ausstülpung des Entoderms.

3. Die Ephyra.

Kurz bevor die Ephyra sich von dem Scyphistoma loslöst, beginnt sie die Anzahl ihrer Taschen zu vermehren. Die vier Magentaschen entstanden, wie wir bereits sahen, auf einem ziemlich frühen Stadium, es folgten, als die Septalostien sich zeigten, die acht Lappentaschen; jetzt tritt noch eine weitere Taschenbildung auf, sobald durch flächenhaftes Wachsthum des Randes der Scheibe der Ringsinus sich erheblich vergrößert hat. Wir gewahren dann zwischen den acht Stammlappen, also adradial, kleine warzenförmige Vorsprünge, Ausstülpungen des Ringsinus, an denen sich Ektoderm und Entoderm betheiligen. Dies sind die Taschen dritter Ordnung, die Marginaltaschen Goette's. Die von letzterem Forscher beschriebene komplicirte Bildung von 16 Verlöthungsstreifen konnte ich nicht beobachten.

Die acht Stammlappen, welche die Lappentaschen enthalten, haben sich centrifugal stark verlängert, wobei jedoch das Ektoderm dem Entoderm vorauseilt und so zunächst allein distal die beiden Flügellappen bildet. Das Entoderm, welches die Lappentasche auskleidet, lässt an deren peripheren Ende drei kleine Ausstülpungen

hervorgehen, zwei seitliche, die sogenannten Flügeltaschen und eine mediane, welche sich in den Sinneskörper hineinbegiebt. Das Ektoderm erstreckt sich weiter hinaus, wird im Bereich des Sinneskolbens in einer gleich zu beschreibenden Weise differenzirt und lässt die beiden nur aus Ektoderm und einer massenhaft entwickelten Gallerte bestehenden Flügellappen hervorgehen. Subumbrellar zieht im Ektoderm des Flügellappens und Stammlappens ein Radiärmuskel zum Ringsinus hin, an dem gleichfalls subumbrellar ein wohl entwickelter Ringmuskel zu erkennen ist (Fig. 37). Die Gastraltentakel haben sich vermehrt, Gruppen von je vier bis sechs Tentakeln bildend. Zwischen diesen und dem Magenstiel bemerkt man vier durch hellere Färbung markirte Felder, die Stellen der vier ursprünglichen Peristomtrichter; sie sind durch dunkler gefärbte Brücken deutlich von einander geschieden.

Es erübrigt noch, einige Worte über die Sinneskörper hinzuzufügen. *Aurelia* besitzt deren acht. Sie stellen kleine fingerförmige Gebilde dar, welche nach Angabe der Gebrüder Hertwig (6, p. 112) morphologisch und histologisch mit denjenigen der Pelagia übereinstimmen sollen. Ich kann dies bis auf einige Punkte nebensächlicher Art bestätigen. Der Sinneskörper biegt an seiner Basis rechtwinklig ab, um sich parallel der Oberfläche der Subumbrella einzustellen (Fig. 38). Er wird exumbrellar von der Verbindungsbrücke zwischen den beiden Flügellappen überragt, der sogenannten Deckplatte (Hertwig) und erfährt an einer bestimmten Stelle in seinem Ektoderm eine Einkerbung, welche den ganzen Körper in einen kolbig verdickten Endabschnitt und einen größeren basalen Theil gliedert. Der erstere ist solid, der zweite enthält die schon erwähnte Ausstülpung der Lappentasche. Das Ektoderm stellt nur an dem mit Krystallen erfüllten Endabschnitte eine einfache Lage sehr platt ausgezogener Zellen dar, nach der Basis dagegen schwillt es sowohl exumbrellar wie subumbrellar mächtig an und lässt ein ausgesprochen cylindrisches Epithel hervorgehen. Die hohen Zellen stehen sehr dicht und ihre Kerne in verschiedener Höhe. Unterhalb derselben gewahrt man exumbrellar wie subumbrellar einen Strang von äußerst feinen Nervenfibrillen, die gelegentlich auch quer durchschnitten sind. Den exumbrellar gelegenen Zellkomplex bezeichnet man als Ocellus, er stellt das Licht und Wärme percipirende Organ dar. An der Basis des Sinneskörpers wechselt das Ektoderm plötzlich seinen Charakter, indem es in ein dünnes Plattenepithel übergeht. Die Stützlamelle ist am Ende des Sinneskolbens sehr dünn, wird basalwärts stärker, wo

sie die Nervenfibrillen und die noch zu besprechenden sternförmigen Zellen in sich aufnimmt und erhält in der Deckplatte bei vollkommen homogenem Bau eine große Mächtigkeit und gallertige Beschaffenheit. Das Entoderm weist im peripheren Theil der Lappentasche dorsal und ventral einen verschiedenen Charakter auf, dort kubische oder cylinderförmige Zellen, hier ein typisches Plattenepithel. An der Basis des Sinneskörpers nehmen die Zellen beider Schichten aber ein cylinderförmiges Aussehen an, um beim Eintritt in den Endabschnitt sich flächenhaft auszuziehen. Das Otolithensäckchen hat sich vom übrigen Entoderm scharf abgegrenzt und stellt eine Anhäufung von in einander geschobenen, mit Konkrementen versehenen Zellen dar. Ein kleines excentrisch gelegenes Lumen verräth, dass dies Gebilde sich von dem Entodermdivertikel seiner Zeit abgeschnürt hat. Die Konkremente (Fig. 40) haben ein deutlich krystallinisches Gepräge; die kleinen Krystalle zeigen scharfe Kanten und Ecken, die großen sind fast durchweg prismatisch. Die Farbe ist bei beiden grünlich-gelb. Die die Krystalle bildenden Zellen zeigen einen Kern, der bei zunehmender Größe der ersteren an das eine schmale Ende der Zelle gedrängt wird.

Schneidet man einen Sinneskörper einer lebenden Ephyra ab und untersucht diesen frisch unter Zusatz von etwas Essigsäure, so findet man, sobald durch mäßiges Klopfen auf das Deckgläschen die Dissociation des Gewebes bewirkt worden ist, schön isolirte oder in Gruppen zusammenhängende Zellen dreierlei Art (Fig. 39). Zunächst fallen spindelförmige Zellen auf mit einem starren peripheren Fortsatz und Kernen, die bald in der Mitte, bald mehr basal gelegen sind. Diese Art ist durchaus ähnlich den von Hertwig (6) als Sehzellen bezeichneten Gebilden bei *Oceania* und *Lizzia* mit dem einzigen Unterschiede, dass da der periphere Zelltheil noch schmaler ist als bei *Aurelia*. Die zweite Art sind kegelförmige Zellen entsprechend den sogenannten Pigmentzellen (Hertwig). Leider konnte ich in keinem Falle ein Pigment nachweisen, während Carrière (14, p. 91) dasselbe als roth, rothbraun oder schwarz beschreibt.

Beide Arten entwickeln basal Ausläufer, die theils einfach, theils gegabelt sind und sich oft rechtwinklig in die Stützlamelle umbiegen. Gelegentlich gelingt es auch, deutlich einen Zusammenhang mit sternförmigen Zellen zu konstatiren, die durch ihre großen Kerne und stark gekörntes Protoplasma sich als Ganglienzellen ausweisen. Sie wurden in ähnlicher Form auch bei *Lizzia* und *Oceania* von Hertwig gefunden und abgebildet.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, dass ich einmal eine Ephyra mit elf Lappentaschen und der gleichen Anzahl von wohl ausgebildeten Sinneskörpern sah. Dieser interessante Befund stimmt mit den Angaben von BALLOWITZ (18) überein, welcher eine große Anzahl von abnorm gebauten Aurelien untersuchte und hinsichtlich der Randkörper Variationen von 6—15 feststellte (p. 243).

Die durch vorstehende Untersuchung gewonnenen Resultate lassen sich in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1) Die Tentakelvermehrung vollzieht sich in den Ordnungszahlen 4, 8, 16, 24. Das 12- und 20tentakelige Stadium sind Zwischenphasen.

2) Am Fuß der Larve sind Drüsenzellen mit Pseudopodien nachweisbar.

3) In den Nesselwülsten der Tentakeln erscheint das Ektoderm stellenweise zweischichtig. Die Nesselzellen entsenden Fortsätze in die Stützlamelle und treten hier mit Ganglienzellen in Verbindung. Die fertig ausgebildeten Nesselkapseln lassen zwei verschiedene Größen erkennen.

4) Ein Septaltrichter im Sinne GOETTE's ist weder bei jungen noch bei älteren Scyphistomen vorhanden, jedoch zeigt sich bei letzterem als völlige Neubildung interradial eine Einstülpung, an welche der Muskel sich distal anschmiegt. Dieser Trichter (»Peristomtrichter«) ist auch histologisch vom Septalmuskel durchaus verschieden. Der Trichter reicht nur durch $^1/_5$—$^1/_4$ des Becherabschnitts der Larve und liefert nicht die Subgenitalhöhle, sondern ist eine vorübergehende ektodermale Einwucherung in die Täniole. Er lässt sich bei der freischwimmenden Ephyra noch mit einem Muskelrest nachweisen.

5) Ein ektodermales Schlundrohr existirt nicht.

6) Die Entodermzellen des Gastralraums zeigen eine deutlich extra- und intracelluläre Verdauung.

7) Die Täniolen ertrecken sich bei jungen Scyphistomen nicht über ein Drittel, bei älteren nicht über die Hälfte des Centralmagens hinab.

8) Die Zellvermehrung am äußersten Täniolenrande ist eine rein lokale Differenzirung des Entoderms. Ein Hinabwachsen vom Ektoderm des Mundes aus tritt nicht ein.

9) Auf ganz frühen Stadien sind keine Magentaschen im GOETTEschen Sinn vorhanden, sondern nur durch die Täniolen bedingte Magenrinnen. Beim achtarmigen Scyphistoma treten zuerst vier

Magentaschen auf. Sie sind im Inneren durch echtes Entoderm ausgekleidet. Sobald die Septalostien sich angelegt haben, bilden sich die acht Lappentaschen.

10) Das Tentakel-Ektoderm hat starke, längsverlaufende Muskelfibrillen, das Entoderm feine cirkulär laufende Fibrillen, welche sich gelegentlich verzweigen. Beide Arten Fibrillen sind quergestreift.

11) In der Stützsubstanz treten zuerst im achtarmigen Stadium Mesenchymzellen auf, welche mit der weiteren Entwicklung der Larve sich in stets reicherem Maße zeigen und ein typisches, faseriges Bindegewebe hervorgehen lassen. Die Zellen entstammen sowohl dem Ektoderm wie dem Entoderm.

12) Die Rückbildung der Tentakeln erfolgt theils nach vorhergehender Einschnürung an der Basis und nachfolgendem Abwerfen, theils durch Schrumpfung und Atrophie des Gewebes mit Hilfe von phagocytären Zellen.

13) Die Sinneskörper sind nicht die umgewandelten basalen Theile der Tentakeln, sondern sie entstehen als Ausstülpung aus dem subumbrellaren Rande der acht Lappentaschen central von den perradialen und interradialen Tentakeln.

14) Bei der freien Ephyra lassen sich aus den Sinneskörpern Sehzellen in Verbindung mit Ganglienzellen erkennen.

Rostock, im Juni 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. der kaierl. Akademie der Wissenschaften. Wien 1878.
2. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. 1883.
3. Claus, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora. 1890.
4. Hein, Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Inaugural-Dissertation. 1900. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 3. Heft.
5. Grenacher, Über die Nesselkapseln von Hydra. Zool. Anz. XVIII. Jahrg. 1895. Nr. 482.
6. R. u. O. Hertwig, Nervensystem und Sinnesorgane der Medusen.
7. Krukenberg, Vergleichend-physiologische Studien. II. Reihe. 1. Abth. Kritik über eine sogenannte intracelluläre Verdauung bei Cölenteraten.
8. Kowalevsky, Bildung des Mantels der Ascidien. Mémoires de l'académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXVIII. No. 10.

9. Goette, Entwicklung der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. 1887.
10. Goette, Claus und die Entwicklung der Scyphomedusen. 1891.
11. Goette, Vergleichende Entwicklung von Pelagia noctiluca Pér. Diese Zeitschrift. Bd. LV. 4. Heft. 1893.
12. Goette, Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anz. Bd. XXIII. Nr. 627. 1900.
13. Ida Hyde, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 4. Heft. 1894.
14. Carrière, Sehorgane der Thiere.
15. Chun, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. II, 2.
16. Hertwig, Actinien. Jena 1879.
17. Appellöf, Studien über Actinienentwicklung.
18. E. Ballowitz, Über Hypomerie und Hypermerie bei Aurelia aurita Lam. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, von W. Roux. Bd. VIII. Heft 2.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Buchstabenbezeichnung:

Cb, Cnidoblast;
Cz, Cnidocil;
D, Darm;
Di, Diatomee;
Dm, Deckelmembran;
Dpl, Deckplatte;
Dz, Drüsenzelle;
Ec, Ektoderm;
En, Entoderm;
F, Faserzüge;
Flp, Flügellappen;
Flt, Flügeltasche;
G, Gallerte;
Gg, Ganglienzelle;
Gt, Gastraltentakel;
Kz, Körnerzelle;
Lgm, Längsmuskel;
Lpt, Lappentasche;
M, Muskelfibrille;
Mfl, Mesenterialfilamente;
Mg, Magen;
Mgr, Magenrinne;
Mst, Magenstiel;
Msz, Mesenchymzelle;
Mta, Marginaltasche;
N, Nervenfibrille;
Na, Nahrungskörper;
Nb, Nesselbatterie;
Nf, Nesselfaden;
Nk, Nesselkapsel;
Nw, Nesselwulst;
O, Mund;
Oc, Ocellus;
Ot, Otolith;
Ots, Otolithensäckchen;
Pb, Proboscis;
Pdn, Peridermnapf;
Pgz, Pigmentzelle;
Phz, phagocytäre Zelle;
Psp, Pseudopodien;
Pst, Peristom;
Ptr, Peristomtrichter;
Pz, Pigmentzelle;
Rgm, Ringmuskel;
RT, Tentakel in Rückbildung
S, Sinneskörper;
Sm, Septalmuskel;
So, Septalostium;
Spl, Sarkoplasma;
St, Stützlamelle;
Stl, Stilett;
Sz, Sehzelle;
T, Tentakel;
Ta, Tasche,
Tb, Tentakelbasis;
Tfg, Theilungsfigur;

Tn, Täniole;
Uhm, Umhüllungsmembran;
Vdz, verdauende Zellen;
vS, verdichtetes Sekret;
Z, Zoochlorellen.

Tafel XII und XIII.

Fig. 1. *a*, achtarmiges Scyphistoma mit dislocirtem Tentakel. Vergr. 140. *b*, Tentakel im optischen Querschnitt. *c*, Tentakel in der Flächenansicht. Vergr. *b* und *c* 620.

Fig. 2. Älteres Scyphistoma. Blick auf die Mundscheibe und in den Magen. Tentakel abgeschnitten gezeichnet. Vier Taschen, 20 Tentakel, Größe der Larve = 4 mm. Vergr. 43.

Fig. 3. Dasselbe. Tentakel in abnormer Anordnung. Größe 3,5 mm. Vergrößerung 31.

Fig. 4. Ephyra-Bildung. 24 Tentakel, acht Lappentaschen. Größe 3—4 mm. Vergr. 43.

Fig. 5. Ektoderm vom Fuß. Drüsenzellen mit Pseudopodien. Zoochlorellen. Größe der Larve 4 mm. Vergr. 1160.

Fig. 6. Tentakel mit Nesselbatterien und guirlandenartigen Nesselwülsten. Vergr. 350.

Fig. 7. Nesselkapseln und Nesselzelle. Vergr. 1200.

Fig. 8. *a*, Nesselwulst. Zelle mit Fortsatz. Ganglienzelle. *b*, Nesselkapsel mit Ringmuskulatur. Cnidoblast in Verbindung mit einer Ganglienzelle. Lebende Thiere. Zupfpräparat. Vergr. *a* 812, *b* 1160.

Fig. 9*a*. Längsschnitt im Interradius durch den Leibesabschnitt eines 0,6 mm großen Scyphistoma. Vergr. 350.

Fig. 9*b*. Flächenschnitt durch das Peristom und eine Tentakelbasis. Größe 0,49 mm. Vergr. 427.

Fig. 10. Querschnitt durch die Täniole. Größe 0,49 mm. Vergr. 427.

Fig. 11*a*. Querschnitt durch den Septalmuskel. Größe der Larve 1,2 mm. Vergr. 800.

Fig. 11*b*. Dasselbe, aber tiefer.

Fig. 12. Längsschnitt durch Proboscis. Septalmuskel und Lappentasche 2 mm. 20 Tentakel. Vergr. 190.

Fig. 13. Septalmuskel und Peristomtrichter, stark vergrößert. 800/1.

Fig. 14. Macerationspräparat vom Septalmuskel, 3 mm. Vergr. 427.

Fig. 15. *a*, Querschnitt durch Trichter und Muskel hoch oben, 2 mm. 24 Tentakel. Vergr. 190. *b*, Partie der Täniolenwurzel bei Vergr. 800.

Fig. 16*a*. Querschnitt durch Trichter, Muskel und Täniole etwas tiefer. 24 Tentakel, 2 mm. Vergr. 190.

Fig. 16*b*. Dasselbe, nur ganz unten. 24 Tentakel, 5 mm. Vergr. 190.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Lappentasche und Sinneskörperanlage, 2 mm. Vergr. 234.

Fig. 18. Dasselbe, weiteres Stadium. Tentakel in Rückbildung, 2 mm. Vergr. 200.

Fig. 19. *a*, Querschnitt durch die Proboscis und die Tentakel, 0,6 mm. Vergr. 234. *b*, Theil der Proboscis bei Vergr. 1100.

Fig. 20. Längsschnitt durch eine achtarmige Larve, 0,65 mm. Vergr. 127.

Fig. 21. *a*, *b*, Entodermzellen des Magens, mit der Verdauung beschäftigt. *c*, dasselbe aus dem Stielkanal, 1,5—2 mm. Vergr. 1200.

Fig. 22. Querschnitt durch eine Täniole eines jungen Scyphistoma, 0,5 mm. Vergr. 640.

Fig. 23. Dasselbe, älteres Stadium, 2 mm. Vergr. 190.

Fig. 24*a*. Dasselbe, 2,5 mm. Vergr. 190.

Fig. 24*b*. Totalpräparat. 16 Tentakel, 3 mm. Vergr. 43.

Fig. 25. Längsschnitt durch ein achtarmiges Stadium, 0,6 mm. Vergr. 200. Taschenbildung.

Fig. 26. Querschnitt durch die Taschen und Proboscis eines etwas älteren Thieres. 12 Tentakel, 1,2 mm. Vergr. 127.

Fig. 27. *a*, *b*, Querschnitt durch die Taschen und das Peristom. *a*, mit Septalostium. 16 Tentakel, 1,5 mm. Vergr. 126.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Tentakelbasis. Vergr. 560.

Fig. 29. Tangential angeschnittener Tentakel mit Längs- und Ringmuskulatur, 4 mm. Vergr. 812.

Fig. 30. Querschnitt durch Ektoderm und Gallerte des Stieles eines älteren Scyphistoma, 1,5 mm. Vergr. 800.

Fig. 31. Dasselbe vom Fuß, 4 mm. Vergr. 427.

Fig. 32. Totalpräparat. Anfang der Strobilation. Vergr. 126.

Fig. 33 u. 34. Längsschnitte durch in Rückbildung begriffene Tentakel, 2 mm. Vergr. 560. Fig. 34*b* Vergr. 1200.

Fig. 35. Dasselbe, 2 mm. Vergr. 350.

Fig. 36. *a*, Querschnitt durch eine 5 mm große freie Ephyra. Vergr. 104. *b*, Partie des Peristomtrichters, stärker vergrößert. 350/1.

Fig. 37. Ephyra, Totalpräparat. Vergr. 43.

Fig. 38. Querschnitt durch den Sinneskörper einer freien Ephyra, 5 mm. Vergr. 406.

Fig. 39. Isolationspräparate aus dem Sinneskörper. Vergr. 812.

Fig. 40. Endabschnitt des Sinneskolbens, Otolithen. Vergr. 350.

Rhabdodermella nuttingi nov. gen. et nov. spec.

Von

stud. phil. **Ferdinand Urban**
(Prag).

(Aus dem zoologischen Institut der k. k. deutschen Universität in Prag.)

Mit Tafel XIV und einer Figur im Text.

Unter den Spongien, welche Professor C. C. Nutting von der State University of Jowa meinem verehrten Lehrer Prof. v. Lendenfeld zur Untersuchung übersandte, befindet sich ein interessanter Kalkschwamm. Prof. v. Lendenfeld war so freundlich, mich mit der Bearbeitung dieser Spongie, deren Ergebnisse in Folgendem mitgetheilt werden, zu betrauen.

Dieser Schwamm, den ich *Rhabdodermella nuttingi* nenne, gehört seiner systematischen Stellung nach zu jenen heterocölen Kalkschwämmen, deren gestreckte Geißelkammern nicht direkt in das Oscularrohr einmünden, sondern durch ausführende Kanäle mit demselben verbunden sind, also zu den *Sylleibidae*. Bis jetzt waren zwei Gattungen: *Polejna* Ldf. mit triaktinen und tetraktinen Nadeln und *Vosmaeria* Ldf. mit rhabden und triaktinen oder rhabden und tetraktinen oder allen drei Nadelformen von dieser Familie bekannt. Was mich nun bewog, für den vorliegenden Schwamm ein neues Genus aufzustellen, war Folgendes: Das Skelett besteht aus triaktinen und tetraktinen Megaskleren und rhabden Mikroskleren, und es entstand die Frage, ob man jene mikroskleren Rhabde zum eigentlichen Skelett rechnen sollte oder nicht. Im ersten Falle wäre der Schwamm eine *Vosmaeria*, im zweiten eine *Polejna*. Ich schlage nun einen Mittelweg vor und stelle eine neue Gattung auf, die zwischen *Polejna* und *Vosmaeria* zu stellen wäre. Bei *Vosmaeria corticata* Ldf. finden sich allerdings auch mikrosklere Rhabde, die ähnlich gestellt sind wie bei *Rhabdodermella*, jedoch besitzt *Vosmaeria corticata* eben so wie die

australische Art *gracilis* Ldf. außerdem noch große, makrosklere, doppelspitzige Rhabde in der Dermalmembran und im Parenchym. Eine weitere wichtige Eigenthümlichkeit ist die, dass *Rhabdodermella* nur dermale und gastrale und keine parenchymalen Nadeln, nämlich ein Amphoriscus-artiges Skelett besitzt.

Dieser Schwamm, den ich zu Ehren seines Entdeckers »*nuttingi*« genannt habe, stammt aus der Monterey-Bai in Kalifornien. Er findet sich an Steinen, besonders häufig an der Unterseite hervorragender Felstheile zwischen mittlerer und niedriger Ebbegrenze und hat im Leben eine weißlich-graue Farbe. Mein Material war durchwegs sehr gut in Alkohol konservirt. In dem Jahre, in welchem der Schwamm gesammelt wurde (1899), trat er besonders häufig auf.

Rhabdodermella nuttingi (Fig. 1) tritt in Form von Kolonien auf, deren Einzelpersonen mit ihren Stielen zusammenhängen: die einzelnen Individuen erheben sich von einem netzartigen Geflecht, welches sich auf der Unterlage ausbreitet. Die Größe der Einzelpersonen ist eine sehr verschiedene, die größte, die ich beobachtete, war 14 mm hoch. Die Einzelpersonen haben eine keulenförmige Gestalt und verjüngen sich rückwärts zu einem Stiel. Die Länge des Stieles ist der Körpergröße proportional und wechselt wie diese (Fig. 1). Durchschnittlich beträgt die Länge des Stieles $^1/_3$—$^1/_2$ der Länge des Körpers, seine Dicke 1 mm. Die Dicke des Schwammes beträgt 3 mm, der Querschnitt ist kreisrund. Das terminale, 0,7—1,3 mm breite Osculum ist kreisrund und nackt und führt in den cylindrischen Gastralraum, dessen Maximaldurchmesser wenig größer ist als der des Osculums. Im Fundus ist der Gastralraum konisch verschmälert und am Ende abgerundet.

Es entsteht nun die Frage, wie das Entstehen der Stöcke zu deuten wäre: Sind dieselben durch Knospung aus einem oder durch Verwachsung von mehreren Einzelindividuen entstanden? Ich möchte mich der ersten Ansicht zuneigen, weil man an einem Stocke neben ausgewachsenen Exemplaren zahlreiche kleinere, offenbar jugendliche Einzelpersonen antrifft.

Das Stützskelett besteht aus Triaktinen und Tetraktinen. In der Dermalmembran finden sich tangential gelegene, sagittal differenzirte Triaktine und Tetraktine, deren Sagittalstrahl nach rückwärts gerichtet ist, und die hier ein Geflecht bilden. Die dermalen Triaktine (Fig. 2*a*, Fig. 5*a*) haben 380—600 μ lange, konische, scharf zugespitzte Sagittalstrahlen, die an der Basis eine Dicke von 40 μ besitzen. Die Lateralstrahlen sind 200—400 μ lang und schließen mit dem

Sagittalstrahl Winkel von 103° ein. Die Tetraktine (Fig. 2*b*, Fig. 5*b*), deren Basalstrahlen eben so orientirt sind wie die Triaktine, sind zwischen diesen unregelmäßig zerstreut. Ihre sagittalen Basalstrahlen erreichen eine Länge von 440—550 μ, ihre lateralen Basalstrahlen sind 300—400 μ lang. In Bezug auf die Form, die Dicke an der Basis und den Winkel, den die lateralen Basalstrahlen mit dem Sagittalstrahl einschließen, gleichen sie den Triaktinen. Der Apicalstrahl der dermalen Tetraktine ist centripetal und radial orientirt und reicht bis nahe an die Gastralmembran heran. Die Länge des Apicalstrahles ist bei den in der Nähe des Osculums liegenden Tetraktinen sehr gering, erreicht jedoch bei den gegen die Mitte des Schwammkörpers gelegenen 400—450 μ. Hier wäre zu erwähnen, dass die drei Strahlen der Triaktine eben so wie die Basalstrahlen der Tetraktine nicht in einer Ebene liegen, dass vielmehr die Lateralstrahlen der ersteren einen gegen das Gastralrohr offenen Winkel von etwa 150° und die lateralen Basalstrahlen der letzteren einen eben solchen von ungefähr 160° einschließen, also dachförmig gelagert sind.

In der Gastralmembran finden sich subgastral Triaktine und gastral Tetraktine. Die subgastralen Triaktine (Fig. 2*c*, Fig. 5*c*) sind sagittal. Die Sagittalstrahlen sind 280—380 μ lang, konisch zugespitzt, radial und centrifugal orientirt und bilden zusammen mit den nach innen gerichteten Apicalstrahlen der dermalen Tetraktine jene für Amphoriscusskelette charakteristischen Säulen, welche das dermale mit dem gastralen Skelette verbinden. Außer diesen Strahlen finden sich, wie schon oben erwähnt, keine Nadeln im Parenchym. Die Lateralstrahlen erreichen eine Länge von 200—230 μ und sind oft in der verschiedensten Weise verkrümmt. Der Winkel, den die Lateralstrahlen mit dem Sagittalstrahl einschließen, beträgt ziemlich konstant 100°.

In der Gastralmembran finden sich Tetraktine (Fig. 2*d*, Fig. 5*d*), deren Basalstrahlen sagittal differenzirt sind und sich tangential in der Gastralmembran ausbreiten. Der Apicalstrahl ragt centripetal in die Gastralhöhle; er ist konisch, oralwärts gekrümmt und 59—61 μ lang. Die Gastralmembran zieht sich gewöhnlich an diesen Apicalstrahlen etwas empor.

Auf der Oberfläche des Schwammes findet sich ein Pelz von mikroskleren Rhabden (Fig. 1*e*, Fig. 4), die in radiären Büscheln angeordnet sind; sie werden an der ganzen Oberfläche des Schwammes angetroffen. Sie sind beiderseits zugespitzt, oft leicht gekrümmt und

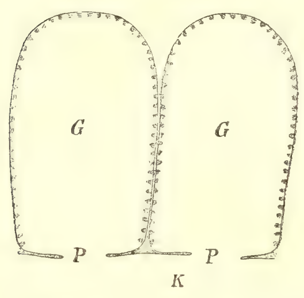
ragen mit zwei Drittel ihrer Länge frei über die Oberfläche vor, das andere Drittel steckt in der Dermalmembran. Ihre Länge beträgt 80—100 μ, ihre größte Dicke 2—4 μ.

Schneidet man einen Schwamm in der Mitte der Länge nach durch, so sieht man in der Wand des geöffneten Gastralrohres eine Anzahl von kreisrunden Öffnungen; das sind die Mündungen der ausführenden Kanäle (Fig. 2 *k*).

Die Weite dieser Öffnungen nimmt von oben nach unten hin zu, sie beträgt in der Nähe des Osculums durchschittlich 80 μ, im Fundus 150 μ. Die Entfernung der Mittelpunkte dieser Öffnungen von einander beträgt im Mittel oben wenig über 80 μ, unten 330 μ. Zwischen diesen größeren Öffnungen finden sich jedoch auch kleinere verstreut. In der Wachsthumszone, also in der Nähe des Osculums münden die Geißelkammern direkt, d. h. ohne Vermittelung von ausführenden Kanälen, in das Gastralrohr, ein Umstand, der darauf hinweist, dass die *Sylleibidae* von syconähnlichen Formen abzuleiten sind. Interessant ist, dass sich bei jeder Kolonie einige Exemplare finden, bei denen sich dieses Verhalten auf den größten Theil des Schwammkörpers erstreckt und die nur im untersten Theile des Körpers, und auch da nur ganz kurze ausführende Kanäle besitzen. Man erkennt diese Exemplare sofort an ihrem dünnen Körper, der sich nicht deutlich vom Stiele abhebt, da er beinahe den gleichen Durchmesser hat, wie dieser. In einer Entfernung von etwa 800 μ vom Osculum beginnen die ausführenden Kanäle, zuerst klein und einfach, entsprechend der geringen Dicke des Schwammes, bis sie gegen die Mitte ihre größte Länge erreichen; gegen den Fundus nehmen sie nur wenig an Länge ab. In der Mittelregion sind sie häufig dicho- selten trichotomisch verzweigt (Fig. 2). In einem Falle konnte ich beobachten, dass einer von den Kanälen, die sich dann zu einem Hauptausführungsgang vereinigten, seinerseits aus zwei ganz kurzen und kleinen Kanälen entstand. Die ausführenden Kanäle, die allenthalben radial den Schwammkörper durchsetzen, beginnen mit abgerundeten, etwa 70—120 μ breiten Enden 140—250 μ unter der Dermalmembran. Sie sind sackförmig und zeigen keine Einschnürungen, wie sie z. B. *Vosmaeria corticata* Ldf. besitzt. Die Zweigkanäle stehen in schiefen Winkeln ab.

Über die Oberfläche der ausführenden Kanäle sind die Mündungen der Geißelkammern verstreut. Die Geißelkammern sind kurz sackförmig und stehen ungemein nahe beisammen, so zwar, dass sie sich gegenseitig abplatten und ihre Querschnitte mehr oder weniger

polygonal oder unregelmäßig erscheinen. Oftmals drängt sich eine Geißelkammer zwischen zwei andere hinein, die selbst wieder nicht ausweichen können: sie drückt die Wände derselben nach innen, so dass dann die Kammern auf dem Querschnitt eingedrückt erscheinen. Die Geißelkammern (Fig. 2*g*, Fig. 3*g*) münden nicht mit ihrer ganzen Breite in die ausführenden Kanäle, sondern es findet sich am Kammermunde eine feine Ringmembran, die in ihrer Mitte eine kreisrunde bis elliptische Öffnung besitzt. Diese Öffnung ist die eigentliche Mündung in den ausführenden Kanal. Sie besitzt einen Durchmesser von 50—60 μ (s. die nebenstehende Zeichnung). Die Geißelkammern stehen senkrecht auf den ausführenden Kanälen. Ihre größte Länge beträgt 150 μ, die Breite 90 μ. Die Kammerporen halten 11—14 μ im Durchmesser.



G, Geißelkammer; *P*, Mündung in den ausführenden Kanal *K*. 200mal vergr.

Die Dermalmembran wird von zahlreichen, etwa 23 μ weiten Einströmungsporen durchbrochen. Diese führen in große Subdermalräume, von denen aus sich Einfuhrkanäle zwischen die Kammern hinein erstrecken. Die Subdermalräume stehen allenthalben mit einander in Verbindung. Sie werden von Trabekeln durchzogen, welche einerseits zwischen der Dermalmembran und den Geißelkammern, und andererseits zwischen benachbarten Geißelkammern, die in verschiedene Ausfuhrkanäle einmünden, ausgespannt sind. Das einführende Kanalsystem stimmt daher mit dem der beiden anderen Gattungen überein. Es wäre nur zu erwähnen, dass es wegen der außerordentlichen Entwicklung der Geißelkammern im Vergleich zu *Vosmaeria* und *Polejna* sehr beschränkt erscheint. Die einführenden Kanäle drängen sich förmlich zwischen die Geißelkammern hinein und sind mit Veranlassung, dass die Querschnitte der letzteren so unregelmäßig und manchmal eingedrückt erscheinen. Nur verhältnismäßig selten bemerkt man größere Räume, die sich von der Dermalmembran bis zur Gastralmembran erstrecken (Fig. 2 *i*).

Am Osculum ist die Dermalmembram umgeschlagen und erstreckt sich etwa 220 μ weit in das Gastralrohr hinein, wo sie dann mit der Gastralmembran verwachsen ist. Ich schließe dies daraus, dass eine 220 μ breite distale Randzone des Oscularrohres mikrosklere Rhabde trägt. Vom Fundus des Gastralrohres erstrecken sich

ziemlich große Räume in das Anfangsstück des Stieles hinein; in diese münden vereinzelte, kleine Geißelkammern.

Betrachtet man die Kragenzellen mit schwacher Vergrößerung von der Fläche, so sieht man, dass sie nicht an einander grenzen, sondern durch helle Räume getrennt sind; diese bilden ein Netzwerk, dessen Balken aus einer hyalinen Füllsubstanz zu bestehen scheinen. Diese Balken sind bald breiter, bald schmäler. Die Kragenzellen besitzen in dieser Flächenansicht gewöhnlich eine polygonale, oftmals eine unregelmäßige Gestalt. Betrachtet man sie mit starker Vergrößerung (Fig. 7), so sieht man, dass die Kragenzellen vielfach in Zipfel ausgezogen sind, von denen feine Plasmafäden ausgehen, die mit Plasmafäden benachbarter oder auch weiter entfernt gelegener Kragenzellen anastomosiren. Von manchen Kragenzellen gehen Fortsätze nach 3—4 Richtungen ab, sie sind also multipolar. Ähnliches hat v. LENDENFELD bei *Vosmaeria corticata*, noch ausführlicher bei *Ascetta primordialis* beschrieben. Man ersieht daraus, dass die Kragenzellen an der Basis mit einander in Verbindung stehen. Bei manchen Kragenzellen konnte ich keine Verbindungen mit benachbarten Zellen sehen. Die Kragenzellen halten ungefähr 11 μ im Durchmesser.

In zwei Exemplaren fand ich in der proximalen, dem Gastralraum zunächst liegenden Partie des Parenchyms zahlreiche, durchschnittlich etwa 460 μ große Eizellen, mit deutlichem, scharf kontourirtem Keimbläschen, das manchmal central, häufig aber excentrisch liegt. Darin befindet sich ein Keimfleck, der sich mit Kernfarbstoffen außerordentlich stark tingirt. Die Eizelle ist meist in amöboide Fortsätze ausgezogen. In dem distalen Theil der von Eizellen eingenommenen Zone, d. i. in halber Höhe des Parenchyms, fand ich — größeren Eiern dicht anliegend — einige junge, ganz kleine Eizellen (Fig. 6), woraus ich schließen möchte, dass sie hier entstehen.

Das Skelett des Schwammkörpers setzt sich in den Stiel hinein fort und im obersten Theil des letzteren sieht man in radialen Schnitten die typische Lagerung der Nadeln, nur fehlt in der Mitte das Lumen. Weiter unten verschwinden die gastralen Tetraktine; die dermalen Triaktine und Tetraktine werden allmählich kleiner, schließlich verschwinden, im untersten Theile, die letzteren ganz, nachdem schon früher ihr Apicalstrahl immer kleiner geworden war. Es bilden zu unterst nur die dermalen und gastralen Triaktine das Skelett. Dieses Skelett setzt sich auch auf die anastomosirenden Basalausläufer fort.

Diese sind lebende Theile des Schwammes. Eben so bedecken die mikroskleren Rhabde die Stiele und ihre Ausläufer. Der Stiel besitzt eine sehr stark entwickelte Mittelschicht, die aus einer vollkommen farblosen Grundsubstanz besteht, welcher verschiedenartige Zellen eingebettet sind.

Zum Schlusse möge es mir gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. v. LENDENFELD meinen besten Dank für die Überlassung des Materials und für die Anleitung und Hilfe, die er mir während der Arbeit angedeihen ließ, auszusprechen.

Prag, im August 1901.

Litteratur.

1897. BREITFUSS, Kalkschwämme von Ternate. Abhandlungen der SENCKENBERG'schen naturforsch. Gesellschaft. Bd. XXIV. Heft 2.

1898. Ders., Die Kalkschwämme der Sammlung PLATE. Fauna Chilensis. Zool. Jahrb. 1898.

1892. A. DENDY, Synopsis of the Australian Calcarea Heterocoela, with a proposed Classification of the Group and Descriptions of the Victorian Species. Transactions of Royal Society of Victoria. Vol. III.

1894. Ders., Studies on the comparative Anatomy of Sponges. V. Observations on the Structure and Classification of the Calcarea Heterocoela. Quart. Journal of Microsc. Sc. Vol. XXXV.

1872. E. HAECKEL, Die Kalkschwämme. Eine Monographie. 3 Bde. Berlin 1872.

1891. C. KELLER, Die Spongienfauna des rothen Meeres. Diese Zeitschr. Bd. LII.

1885 a. R. v. LENDENFELD, Die Verwandtschaftsverhältnisse der Kalkschwämme. Zool. Anz. Bd. VIII.

1885 b. Ders., A monograph of the Australian Sponges. III. The Calcispongae. Proc. Linn. Soc. New South Wales. Bd. IX.

1890. Ders., Das System der Spongien. Abhandlungen der SENCKENBERG'schen naturforsch. Gesellsch. Bd. XVI.

1891 a. Ders., Die Spongien der Adria. I. Die Kalkschwämme. Diese Zeitschr. Bd. LIII.

1891 b. Ders., Das System der Kalkschwämme. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Abth. I. Bd. C. p. 4—19.

1868. N. DE M. MACLAY, Über Guancha blanca, einen neuen Kalkschwamm. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. IV.

1883. POLEJAEFF, Report on the Calcarea. The Voyage of H. M. S. Challenger. Vol. VIII. London 1883.

1880. G. VOSMAER, Aanteekeningen over Leucandra aspera H. Doktor-Diss. Leyden 1880.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Fig. 1. Ansicht einer Kolonie (photographirt). 3,8mal vergrößert.

Fig. 2. Theil eines Radialschnittes aus der Mitte des Körpers. 100mal vergrößert.

a, dermales Triaktin; *b*, dermales Tetraktin; *c*, subgastrales Triaktin; *d*, gastrales Tetraktin; *e*, mikrosklere Rhabde; *f*, ausführender Kanal; *g*, Geißelkammer; *h*, einführender Porus; *i*, einführender Kanal; *k*, Gastralporus.

Fig. 3. Theil eines Tangentialschnittes. 100mal vergrößert.

Fig. 4. Mikrosklere Rhabde. 220mal vergrößert.

Fig. 5. Vertikalprojektion der Nadeln in Fig. 2.

Fig. 6. Reife und junge Eizelle. 500mal vergrößert.

Fig. 7. Kragenzellen von der Fläche gesehen. 1200mal vergrößert.

Das Duftorgan von Hepialus hectus L.

Von

Dr. **Paul Deegener,**

Assistent am zoologischen Institut der Universität Berlin.

Mit Tafel XV.

Bei einer gelegentlichen Betrachtung des in der Umgegend von Berlin häufigen *Hepialus hectus* stellte sich heraus, dass der dem Männchen dieses Falters eigenthümliche, im Vergleich mit dem anderer Lepidopteren sehr hoch entwickelte Duftapparat in seinem feineren Bau keineswegs so bekannt ist, wie es bei einer so auffallenden und interessanten Bildung wünschenswerth wäre. Der Erste, der sich mit diesem Organ näher beschäftigt hat, ist meines Wissens DEGEER[1]. Was er über das Duftorgan sagt, ist durchaus richtig und seine Figuren stellen die gefundenen Verhältnisse mit aller für jene Zeit nur möglichen Deutlichkeit dar. Der feinere Bau der Tibia ist DEGEER natürlich unbekannt geblieben, und auch den rudimentären Tarsus, der unter alleiniger Anwendung von Lupenvergrößerung als solcher nicht erkannt werden kann, kennt er nicht. Da der genannte Forscher nur Männchen untersucht hat, konnte er in den »Klumpfüßen« nicht Hilfsorgane für die Fortpflanzung vermuthen, und er äußert sich über ihre Funktion folgendermaßen: »So bemerkte ich auch, dass sie im Fluge etwas Besonderes hatten. Sie erheben sich ein wenig vom Boden und in dieser Entfernung fliegen sie beständig ungefähr einen Fuß lang von einer Seite zur anderen und vollenden diesen kleinen Weg bald rechts, bald links. Sollten die Klumpfüße wohl die Balancirstangen sein, bei dieser Art von Fluge das Gleichgewicht zu halten?« — Diese Beschreibung des eigenthümlichen Fluges der Männchen ist sehr treffend, und für DEGEER, dem weder

[1] K. DEGEER, Abhandlung zur Geschichte der Insekten. (Deutsch von GÖTZE.) I. 3. Q. Nürnberg 1778.

der Duft dieser »Klumpfüße« noch auch ihr Fehlen beim Weibchen bekannt war, lag es sehr nahe, diese Organe in der erwähnten Weise mit dem eigenartigen Fluge in Zusammenhang zu bringen. A. und O. SPEYER[1] erwähnen die eigenthümliche Bildung der Hinterfüße von *Hepialus hectus* nur gelegentlich, ohne eigene oder neue Beobachtungen den DEGEER'schen hinzuzufügen. Auch PRITTWITZ[2], der von DEGEER's Beschreibung keine Kenntnis hat, bringt diesem gegenüber nicht viel Neues. Immerhin aber hat er eine zufällig ausgestülpte Schutztasche des Duftorgans gesehen und, freilich ohne ihre Bedeutung zu erkennen, als einen Tuberkel beschrieben, der allen anderen von ihm untersuchten Exemplaren fehle. Da PRITTWITZ bekannt war, dass nur den Männchen das »seltsame Glied« eigen ist, wirft er die Frage auf, ob es möglicherweise eine sexuelle Beziehung habe. Auch er weiß noch nichts von dem Duft der Tibien. —

Der Erste, der das Duftorgan als solches richtig erkannt und in seinem histologischen Bau beschrieben hat, ist BERTKAU[3], dessen Darstellung bis heute die beste geblieben ist. Dass seine Angaben aber der Berichtigung und Ergänzung bedürfen, zeigen meine eigenen Untersuchungen. Der rudimentäre Tarsus und die Zweikernigkeit der Drüsenzellen sind BERTKAU's Beobachtung entgangen. Seine Angaben bezüglich des Vorhandenseins von Muskeln in der Tibia und einer distalen Öffnung in den Duftschuppen sind irrthümlich. Der Mechanismus beim Austritt des Drüsensekrets ist von BERTKAU nicht klar erkannt worden, und hinsichtlich der Kopulation nimmt er die unrichtigen, nur auf Vermuthung begründeten Angaben HERING's[4] auf. Es erscheint demnach berechtigt, die Resultate meiner Untersuchungen und der Beobachtung im Freien der Öffentlichkeit zu übergeben.

Der Bau des Duftorgans.

Der Sitz der eigentlichen duftbereitenden Drüsen ist die stark erweiterte, kolbig angeschwollene Tibia, mit deren excessiver Entwicklung der Tarsus rudimentär geworden ist. Das Suchen und Auffinden des Tarsus, dessen restloser absoluter Schwund mir a priori nicht wahrscheinlich war, wurde zur eigentlichen Veranlassung vorliegender Untersuchungen, die in erster Linie von der Erwartung

---

[1] Lepidopterolog. Beiträge. Isis 1843.

[2] Hepialus hectus. In: Stett. Entomol. Zeitung. 1845.

[3] PH. BERTKAU, Über den Duftapparat von Hepialus hecta. Archiv für Naturgesch. 1882.

[4] Stett. Entomol. Zeitung. 1845. p. 312.

ausgingen, Reste des Tarsus in irgend welcher Form zur Bildung des Duftorgans mit verwendet oder als nutzloses Rudiment an ihm aufzufinden.

Der Femur zeigt keine besonderen Eigenthümlichkeiten und tritt nur in so fern zu dem eigentlichen Duftorgan (Fig. 1) in Beziehung, als er ihm als Träger dient und den starken Muskel enthält, der sich mit seiner Sehne an den kräftigen Gelenkfortsatz der Tibia (Fig. 1 *ti*) ansetzt und durch seine Kontraktion deren Streckung bewirkt. Die Tibia beginnt proximal nur wenig stärker als der Femur, und erweitert sich allmählich, um etwa zwischen dem vorletzten und letzten Viertel ihrer Gesammtlänge das Maximum ihrer Anschwellung zu erreichen. Distal endet sie in einer nicht ganz regelmäßigen Calotte. Am lebenden Thier erscheint die Oberfläche des Kolbens mit Ausnahme des distalen Drittels glatt und glänzend und von gelber Farbe. An einem in der Rückenlage auf dem Objektträger fixirten Thier sieht man die Drüsenzellen deutlich durch das Chitin der äußeren Bedeckung hindurchschimmern, während eine sehr feine hexagonale Felderung der Oberfläche nur undeutlich zu erkennen ist. Sie tritt dagegen an der weißgelben und wie mit einem feinen Filz überzogenen distalen Partie mit großer Schärfe hervor und rührt von dem durch das hier vollkommen hyaline Chitin (Fig. 1 *Ch*) hindurchschimmernden Plattenepithel (*PE*) her. Der gelbweiße Filz wird von den nur bei starker Vergrößerung als solchen erkennbaren kurzen Chitinhäkchen (Fig. 4 und 5 *Ch*) erzeugt, die jedenfalls dazu dienen, die Tibia in der zu ihrer Aufnahme bestimmten Tasche an der Basis des Abdomens zu fixiren. An der dem Körper zugekehrten Seite der Tibia liegt das Duftfeld (Fig. 2 *Df*), das sich in seiner Gesammtheit über die anstoßenden Wände etwas erhebt und aus diesen herausgehoben, erhaben erscheint. Seitlich wird es von seichten Furchen begrenzt, deren vom Duftfeld abgewendete sich wieder erhebende und kontinuirlich in die Seitenflächen übergehende Ränder von der Fläche gesehen als zwei am Gelenkfortsatz entspringende, distalwärts divergirende, etwas dunkler gefärbte Linien erscheinen, die sich von den benachbarten Partien deutlich abheben und distalwärts allmählich schwächer werdend, schließlich an der Grenze zwischen der gelben glatten und der weißlichen filzigen Partie verschwinden. Diese Linien fassen eine auch ihrerseits wieder konvexe Fläche zwischen sich in Gestalt eines mit der Spitze proximalwärts gerichteten Keils. Auf dem so umschriebenen nahezu gleichschenkligen spitzwinkligen Dreieck, dessen distale Basis

kontinuirlich in die helle distale Partie der Tibia übergeht und deren Schenkel leicht **S**-förmig gebogen sind, stehen die Duftschuppen in folgender Anordnung: An der Spitze, wo sich beide Schenkel fast noch berühren (Fig. 2), stehen zunächst vier Schuppen in einer Längsreihe. Bei der fünften Schuppe schließt sich eine zweite Längsreihe an und so fort, entsprechend dem immer weiteren Auseinanderweichen der Schenkel und dem hierdurch zwischen ihnen gewonnenen Raum. Die Zahl von zehn Duftschuppen in einer im Bereich der größten Breite des Duftfeldes gelegenen Querreihe scheint nicht überschritten zu werden. Nur etwa ein Drittel der weißlichen distalen Partie der Tibia bleibt frei von Duftschuppen. Die proximal sich inserirenden Schuppen werden mehr als dreimal so lang, wie die distalen. Da sich alle Schuppen, auch wenn sie gespreizt sind, distalwärts und ein wenig nach außen herumlegen, so liegen ihre Endkölbchen dicht bei einander und überragen zum Theil die Spitze der Tibia (Fig. 1 *Ds*).

Bei der äußeren Betrachtung des Porenfeldes (Fig. 2 *Df*) erkennt man die ringförmig umschriebenen Poren (Fig. 2 *Dp*, Fig. 3, 4 *Dp*), in deren Mitte sich die Duftschuppen (Fig. 4 *Ds*) einsenken, und in ihrem Umkreis an gefärbten Präparaten einen Ring größerer Epithelkerne (Fig. 4 *EK*). An ungefärbten Präparaten hebt sich nach Entfernung der Duftschuppen das Duftfeld durch seine der distalen Tibienpartie entsprechende weißliche Färbung ab und lässt besonders proximal die den längsten Duftschuppen zugehörenden Insertionsbecher als scharf dunkel umschriebene scheibenförmige Flecke erkennen. Macerirte Präparate zeigen den feineren Bau der Kelche, in denen die Duftschuppen stehen (Fig. 3). Die seitlichen Ränder der Poren erheben sich in Form jederseits einer stumpfen Schuppe (Fig. 3 *S*). Die Schüppchen lassen nur ein Aufrichten und Niederlegen der Duftschuppen in der Richtung der Längsachse zu, verhindern aber eine Biegung nach den Seiten, durch die das Verbergen der Tibia in den Schutztaschen gehindert würde.

Betrachtet man die Tibia von der dem Duftfeld gegenüberliegenden Seite (Fig. 1), so sieht man von der Basis her einen Tracheenstamm (*tr*) in sie eintreten, der als Fortsetzung des Stammes im Femur (*fe*) erscheint und zwischen dem Epithel und den Drüsenzellen (*Dz*) verläuft, so dass er von der Oberfläche her gesehen deutlich durch die relativ dünne Chitindecke hindurch sichtbar ist. Bald nach seinem Eintritt giebt er einen stärkeren und weiter distalwärts einen schwächeren nach außen verlaufenden kurzen Ast ab. Nach kurzem

Verlauf wendet er sich in der auf Fig. 5 dargestellten Weise, nachdem er Anfangs mehr einwärts gerichtet war, unter Bildung eines stumpfen Winkels nach außen oder richtiger gerade nach vorn, nachdem er an seiner Umbiegungsstelle noch einen dritten Ast abgegeben hat, der aufsteigend nach der Seite des Duftfeldes herumzieht. Der Hauptast läuft nach außen vom Tarsus dicht an dessen Basis vorbei, wo er etwas dunkler und stärker chitinisirt erscheint, und lässt sich bei günstigen Präparaten fast bis zur Spitze der Tibia verfolgen. Die Zahl und Anordnung der distal vom Tarsus abgehenden Zweige ist individuell verschieden, wechselt sogar bei demselben Thier in den beiden Tibien, während die drei proximalen Zweige sehr konstant und in gleicher Bildung auftreten.

Etwa in der Mitte der dem Duftfeld gegenüberliegenden Hälfte der Tibia findet man der Basis etwas mehr genähert, als der Spitze, den rudimentären Tarsus (Fig. 1 *ta*) als zarten, unscheinbaren Anhang, der meist viergliedrig zu sein scheint. Gelegentlich aufgefundene zwei- bis dreigliedrige Tarsen hatten wahrscheinlich ein oder zwei Endglieder verloren, was bei der geringen Widerstandsfähigkeit dieses Rudimentes sehr leicht geschieht. Am besten entwickelt erscheint das erste Glied, das ohne ein eigentliches Gelenk mit der Tibia verbunden ist und nicht mehr willkürlich bewegt werden kann, aus Mangel an jeder Muskulatur, die der Tibia entgegen Bertkau's Angabe überhaupt durchaus fehlt. An das dem ersten an Ausdehnung fast gleichkommende zweite Glied schließen sich die kurzen Endglieder an, deren letztes nur noch einen undeutlich abgesetzten stummelförmigen Anhang darstellt. Das fünfte Glied ist vollkommen geschwunden. Das erste und letzte Glied verhalten sich in so fern ähnlich, als im ersten stets, im letzten nur zuweilen Reste des Epithels erhalten bleiben. Dementsprechend ist ihre Chitinisirung schwächer, als bei den mittleren Gliedern. Außer den Epithelresten befindet sich kein lebendes Gewebe mehr in dem Tarsus. Aus dem Vergleich mit dem Tarsus des dritten Beinpaares beim weiblichen Thier lässt sich für das Verständnis des männlichen Rudimentes wenig gewinnen. Bemerkenswerth erscheint nur der Umstand, dass das dritte Beinpaar beim Weibchen schwächer entwickelt ist, als die übrigen, und beim Gehen fast nie benutzt wird. Auch in der Ruhe klammert sich das Weibchen nur mit den vorderen Beinpaaren an, während das dritte an das erste Abdominalsegment angepresst wird, dessen den Schutztaschen der Männchen der Lage nach entsprechende Partien dünnhäutiger und etwas modificirt erscheinen.

Der histologische Bau der Tibia gestaltet sich wie folgt: Von außen nach innen gehend finden wir, dass die gesammte Tibia von einer nicht überall gleichartigen Chitinhülle umschlossen wird, die nur innerhalb des Duftfeldes zur Bildung der Poren eine Unterbrechung erleidet. An der schon erwähnten proximalen gelb und glänzend glatt erscheinenden Partie kann man eine äußere stärkere, ziemlich intensiv gelb gefärbte Lamelle unterscheiden, an der sich nur eine äußerst zarte Längsstreifung erkennen lässt. Diese Längsstreifung tritt an der inneren vollkommen hyalinen und stark lichtbrechenden Lamelle, welche die äußere, der sie ohne Zwischenraum eng anliegt, an Dicke etwas übertrifft, gegen eine sehr deutliche Querstreifung zurück, die den Grenzen der Matrixzellen entsprechen mag. Das in dieser Weise gebildete Chitinstratum geht ohne allmählichen Übergang ganz unvermittelt und unter Bildung einer minutiösen ganz seichten Furche in das durchaus hyaline Chitin der distalen Tibienpartie über. Die resistentere äußere Lamelle fehlt hier vollständig und wird ersetzt durch zahlreiche in der Größe ziemlich unter einander differirende hyaline Chitinhäkchen (Fig. 4 und 5 *Ch*), die, an der Basis relativ breit, distal spitz endigen und im Durchschnitt in ihrer Länge der Dicke des Chitins gleichkommen, dem sie aufsitzen. An dem Chitin erkennt man bei Schnitten von 1—1,25 μ bei günstiger Beleuchtung und starker Vergrößerung eine Querstreifung, während sich eine Längsstreifung nicht nachweisen ließ. Die Kontouren der Häkchen scheinen sich in diese Querstreifen fortzusetzen, so dass jedes derselben mit dem dazugehörigen Chitinprisma als das Produkt einer Zelle angesehen werden könnte.

Nach innen von der äußeren Chitinbekleidung finden wir, von ihr durch einen geringen Zwischenraum getrennt oder ihr direkt anliegend, die Matrix in Gestalt eines wohl entwickelten Pflasterepithels, dessen große Kerne über die Innenfläche des Plasmas in der Regel etwas hervorragen. Die Epithellage (Fig. 1, 4, 5 *PE*) ist nahezu von der gleichen Stärke, wie das Chitin. Die Zellgrenzen sind undeutlich und das Plasma ziemlich hyalin mit nicht klar erkennbarer Struktur. Die Kerne, von wechselnder Größe, aber durchweg relativ groß und in ihrer Gesammtheit an Masse dem Plasma nahezu gleichkommend, liegen in wechselnden Abständen von einander entfernt, bald um mehr als eine Kernlänge, bald nur durch eine schmale oder haarfeine Plasmabrücke von einander getrennt. Die chromatische Substanz ist in Form eines Gerüstwerkes angeordnet, dessen Zwischenräume auf dünnen Schnitten in Gestalt rundlich umschriebener heller

Flecken erscheinen. Von der Fläche gesehen haben die Kerne wechselnde Gestalt und unregelmäßige Kontouren, sind aber fast durchweg etwas in die Länge gezogen. An parallel zur Oberfläche geführten Schnitten durch die Kerne erkennt man mit großer Schärfe die maschenartige Anordnung des Chromatins, dem die achromatische Substanz in Form heller Bläschen eingelagert erscheint. Von diesen achromatischen Bläschen sieht man auf den Schnitten in der Regel zwei bis drei, seltener vier und mehr von bedeutenderer Größe, die von intensiver gefärbtem Chromatin umgeben sind, als die in ihrer Umgebung gelegene größere Zahl kleinerer Bläschen.

Auf das Plattenepithel folgt nach innen eine zarte bindegewebige Hülle (Fig. 4 u. 5 *BH*), die durch ziemlich breite Plasmafortsätze in Form solider Stützbalken (*Bkl*) mit dem Epithel in Verbindung steht. Das Plasma dieser Balken geht in das der Bindegewebshaut einerseits und des Epithels andererseits ohne Grenze kontinuirlich über. An den Verbindungsstellen schwach verbreitert, erscheint ihre Mitte ringsum etwas eingezogen, so dass jede einzelne Säule eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Sanduhr erhält. Die Abstände dieser Bälkchen sind an manchen Stellen sehr regelmäßig, an anderen ungleich und an manchen Stellen fehlen sie ganz. Im ganzen Umkreis des Duftfeldes ist das Hüllhäutchen mit dem Epithel fest verwachsen und fehlt im Bereich des Duftfeldes vollständig. Hier liegt also zwischen dem äußeren Chitin und den Drüsenzellen (Fig. 4 u. 5 *Dz*) nur das modificirte Epithel. Am distalen Ende tritt das Bindegewebshäutchen an einer scharf umschriebenen Stelle weit vom Epithel zurück und im Umkreis des so entstandenen Zwischenraumes erreichen die Stützbälkchen, die auf der Grenze sehr stark entwickelt sind und gerade hier mit großer Deutlichkeit nachgewiesen werden können, die gegenüberliegende Wand nicht mehr und ragen frei in das Lumen des Hohlraums hinein. Dieser ist von einer geronnenen Flüssigkeit erfüllt, auf die ich gelegentlich der Besprechung der Bluträume zurückkommen werde. Übrigens kommt dies Verhalten nicht immer zur Beobachtung, sondern ist nicht selten dahin modificirt, dass sich das Epithel in Gemeinschaft mit der Hüllhaut vom Chitin abhebt, so dass zwischen letzterem und dem Epithel ein dann stets blutleerer Raum bleibt. In wieder anderen Fällen fehlt der Hohlraum hier ganz, indem Epithel und Hüllhaut ihre normale Lage zum Chitin beibehalten. Dies wechselnde Verhalten mag zum Theil seine Erklärung in der verschiedenen Spannung des Blutdruckes finden, die gerade vorlag, als das Thier bezw. die isolirten Tibien konservirt wurden. Die Hüllhaut

enthält nur wenige in weiten Abständen liegende Kerne, die auf Schnitten in Form länglicher Knötchen erscheinen und sich nach innen und außen über das Hüllhautplasma mehr oder weniger vorwölben. Der Chromatingehalt dieser Kerne ist geringer, als bei den Epithelkernen, zeigt aber eine ähnliche Anordnung. Das Plasma des Bindegewebes hat eine undeutliche, theils maschige, theils fädige Struktur.

Dem Duftfeld gegenüber, noch im Bereich des distalen Tibiendrittels, findet sich eine an lebenden und konservirten Thieren leicht nachweisbare, von der Oberfläche kreisförmig, von der Seite in Gestalt einer bläschenförmigen Einstülpung des Epithels erscheinende differenzirte Stelle. Auf Schnitten erkennt man, dass diese einen leeren Hohlraum umschließende Einstülpung, die durch eine gegen das Lumen des Bläschens etwas eingeschnürte weite Öffnung mit dem Raum kommunicirt, der zwischen Chitin und Epithel freibleibt, vom Epithel in Gemeinschaft mit der ihm anliegenden Hüllhaut gebildet wird, und dass die Epithelkerne besonders im Fundus des Bläschens in zwei Reihen über einander liegen und zum Theil die gewöhnlichen Epithelkerne an Größe erheblich übertreffen. Ich glaube, dass über diese eigenthümliche Bildung, für die ich an der ausgebildeten Tibia keine genügende Erklärung finde, nur die Entwicklungsgeschichte Auskunft geben kann, die zu verfolgen mir bei dem in größerer Menge schwierig zu beschaffenden Raupenmaterial und der Empfindlichkeit der Eier bisher leider nicht gelungen ist.

Der innerhalb des von der Hüllhaut umschlossenen Raumes liegende Inhalt wird mit Ausschluss der Bluträume vollständig von den großen Drüsenzellen ausgefüllt, deren Lagerung Bertkau im Wesentlichen richtig beschreibt. Da sie an ihrer Spitze alle nach dem Duftfeld zu konvergiren, sind die mittleren gerade cylindrische Schläuche, während die äußeren sich um so mehr dem Raum sich anpassend krümmen, je näher sie den Außenflächen der Tibia liegen. Von der Unterfläche d. h. von der dem Duftfeld gegenüberliegenden Seite gesehen, erhält man das Bild, das in Fig. 1 dargestellt ist. In das Lumen der distalwärts gelegenen mittleren Zellen (*Dz*) sieht man derart hinein, dass man bei höherer Einstellung die rundlichen mittelständigen, bei tieferer die wandständigen Kerne erkennt, die bei dieser Orientirung halbmondförmig erscheinen. Im Querschnitt (Fig. 5) zeigen die Drüsenzellen (*Dz*) sehr wechselnde Umrisse, ein Verhalten, das mit den sich überall zwischen ihre Wände einschiebenden Bluträumen in Zusammenhang steht. Die Wände erscheinen in unregel-

mäßig polygonaler Form und stoßen mit denen der benachbarten Drüsen nur zum Theil zusammen, so dass große mit einander anastomosirende Intercellularräume frei bleiben, die mit geronnener Blutflüssigkeit angefüllt, sich durch ihre blassröthliche Färbung von dem hyalinen Zellinhalt deutlich abheben (Fig. 4 u. 5 *Bl*); von diesem sind sie durch die deutlich und scharf differenzirte starke Zellwand, die sich ziemlich intensiv färbt, getrennt. Die an die Hüllhaut angrenzenden Zellwände heben sich entweder scharf von dieser ab und sind durch einen Blutraum von ihr getrennt, oder seltener verbinden sie sich durch plasmatische Ausläufer mit ihr, die dann meist mit den Bälkchen zwischen Hüllhaut und Epithel alterniren. Der Inhalt der Drüsenzellen erscheint bei schwacher Vergrößerung mit Ausnahme der großen Kerne an dünnen Schnitten fast ganz hyalin. Erst bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen erkennt man ein weitmaschiges feines Fadenwerk, das sich nur stellenweise etwas verdichtet und an dessen einzelnen mit einander in Verbindung tretenden Fäden man kleinste dunkle Körnchen erkennen kann. Der Zwischenraum zwischen dem plasmatischen Netzwerk ist scheinbar absolut frei von organischen Bestandtheilen. Für die Schnittpräparate trifft dies in so fern zu, als das Drüsensekret durch die Anwendung der verschiedenen Reagentien wie Alkohol, Xylol etc. extrahirt worden ist. Dass es den gesammten zwischen den Plasmafäden frei bleibenden Raum ausfüllt, geht aus der Menge des schnell verdunstenden Sekrets hervor, die man aus der lebenden Tibia herauspressen kann.

Jede dieser Drüsenzellen (Fig. 1, 4, 5 *Dz*) enthält zwei große chromatinreiche Kerne, deren Vorhandensein Bertkau unbekannt geblieben ist. Schon durch ihre sehr konstante gegenseitige Lagerung lassen sie sich, abgesehen von der wohl hierdurch mitbedingten Formverschiedenheit, leicht unterscheiden. Die Lage des großen, rundlichen oder etwas oblongen Kerns entspricht zwar nicht immer der medianen Längsachse der Zelle, er erscheint vielmehr durchweg dem zweiten Kern mehr genähert. Niemals aber liegt dieser Kern (Fig. 1, 4, 5 *mk*) der Zellwand so nahe, um nicht von ihr durch einige Plasmafäden getrennt zu sein. Das Plasma erscheint in der Umgebung des Kerns nicht oder nur in geringem Maße dichter gehäuft und tritt nur in Form dünner Fäden, durch die er im Lumen der Zelle suspendirt ist, an ihn heran. Stets findet man den mittleren Kern mehr der dem Duftfeld gegenüberliegenden Wand genähert (Fig. 4 *mk*), während der wandständige Kern (*wk*) durch einen meist relativ geringen Zwischenraum von jenem getrennt in der Richtung nach dem Porenfelde liegt.

Dieser zweite Kern legt sich der Zellwand ohne Zwischenraum eng an und wiederholt daher genau ihre Krümmung, so dass er in der Richtung der Längsachse der Zelle gesehen und auf Querschnitten durch diese (Fig. 1, 5 *wk*) halbmondförmig erscheint. An der der Zellwand anliegenden Seite flach, wölbt er sich in mäßigem Bogen gegen das Lumen der Zelle vor (Fig. 4 *wk*). An Volumen kommt er dem mittleren Kern etwa gleich. Auch an ihn tritt gelegentlich ein feiner Plasmafaden heran, und zuweilen erscheint er von einem dünnen Plasmahof umgeben. Bei schwacher Vergrößerung und selbst noch auf Schnitten von über 5 μ lässt sich von der Anordnung des Chromatins kein klares Bild gewinnen, und der Kern erscheint als eine etwas körnige, klumpige, solide Masse, in der hier und da hellere Bläschen sichtbar werden. Erst an Schnitten von 1—3 μ erkennt man deutlich, dass das Chromatin in Form kleinerer und größerer, außerordentlich zahlreicher Körnchen dem Achromatin eingelagert ist, das an manchen Stellen die Körnchen in größerem Umfang verdrängt und daher in Gestalt kleiner Bläschen in Erscheinung tritt. Der mittlere Kern ist noch erheblich reicher an Chromatin, das hier in Gestalt großer kompakter Körner auftritt, die durch ein dichtes Netzwerk heller gefärbter Substanz verbunden sind.

Nach dem Duftfelde zu verengen sich die Drüsenzellen und treten mit der Wand ihres Halses an den Chitinporus heran, in dem die Duftschuppe steht (Fig. 4). An dieser Stelle ist der Drüsenhals von einem Kranz größerer Epithelkerne (*EK*) umgeben, deren zugehöriger Zellleib den Drüsenhals eng umfasst und derart einschnürt, dass die Drüsen mit engerer Öffnung in den Porus einmünden, als dieser selbst ist.

Bevor ich zu den Duftschuppen übergehe, ist noch Einiges über die Bluträume nachzutragen, die mir zur Erklärung des Sekretaustritts von Wichtigkeit zu sein scheinen. Ein größerer, mit geronnener Blutflüssigkeit dicht erfüllter Raum findet sich zwischen den Wänden der am weitesten distal gelegenen Drüsenzellen und der Hüllhaut (Fig. 5 *Bl*). Dass es sich hier nicht um ein Sekret der Drüsen, sondern thatsächlich um Blut handelt, beweisen die vereinzelten aber stets in geringer Menge nachweisbaren Blutkörperchen (*Blk*). Dieser ausgedehntere Blutraum kommunicirt nun mit den schon erwähnten sich überall in größerer oder geringerer Mächtigkeit zwischen die Wände der Drüsenzellen einschiebenden Räumen, die gleichfalls stets mit geronnenem Blut ausgefüllt sind. Distal am stärksten entwickelt, nehmen sie gegen die Basis der Tibia an Ausdehnung allmählich ab,

um sich schließlich mit den Hohlräumen des Gelenkes und des Femur zu verbinden. Ich glaube diesen Bluträumen eine doppelte Bedeutung zuschreiben zu müssen. Erklärt sich der Blutreichthum der Tibia einerseits durch den in den Drüsenzellen statthabenden lebhaften Stoffumsatz zur Bereitung des Duftsekretes, so hat das Blut hier neben seiner chemischen Thätigkeit wohl auch noch eine mechanische Bedeutung. An den verschiedenen untersuchten Objekten war die Blutfülle der Tibia nicht immer die gleiche, vielmehr regelmäßig bei solchen Thieren bedeutender, die während des Pendelfluges gefangen und sofort konservirt wurden. Daraus ergiebt sich, dass während der geschlechtlichen Erregung der Blutzufluss in die Tibia gesteigert und damit der Blutdruck erhöht ist. Dieser pflanzt sich auf die Wände der Drüsenzellen fort und presst so das in ihnen enthaltene Sekret durch die Poren in die Duftschuppen. Durch das eindringende Sekret erfolgt dann mechanisch deren Erektion, die sich auf andere Weise nicht erklären lässt. Da das Thier die Duftschuppen nicht willkürlich niederlegen kann, gelingt es dem während des Fluges gefangenen Männchen auch nicht sofort, die Tibien in den Taschen zu verbergen.

Den Duftschuppen (Fig. 1 *Ds*), denen zweifellos die Aufgabe zufällt, das Sekret der Drüsenzellen, das auf die eben beschriebene Weise in ihren Hohlraum hineingepresst wird, nach außen gelangen zu lassen und der Luft in fein vertheilter Form beizumischen, schreibt Bertkau eine diesem Zweck dienende distale Öffnung zu, die ich eben so wenig, wie die von diesem Autor erwähnten Tröpfchen von »blassgelbgrün gefärbtem Öl« habe auffinden können. Der Beschreibung der äußeren Form der Duftschuppen durch Bertkau habe ich nichts hinzuzufügen; den feineren Bau indessen hat er wohl nicht ganz klar erkannt. Ich fasse den Bau und die Funktion der Duftschuppen folgendermaßen auf. An Längsschnitten oder auch an Schuppen in toto betrachtet heben sich zwei differente Partien deutlich von einander ab schon durch die in ihrer verschiedenen feinen Skulptur begründete verschiedene Färbung. Auf der Grenze verliert sich der Unterschied in allmählichem Übergang. Die proximale Partie (Fig. 4 *Ds*, Fig. 6) erscheint auf Längsschnitten dunkler und deutlicher skulpturirt, also im Ganzen resistenter, als die distale. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man nicht ganz regelmäßige Längs- und Querstreifen über das Chitin verlaufen, die im Umkreis der von ihnen frei gelassenen Quadrate derart verdickt erscheinen, dass rundlich oder polygonal umschriebene Poren entstehen. Zwischen den Ver-

dickungsleisten, die nur dazu dienen, der Schuppe die erforderliche Festigkeit zu geben, spannt sich ein dünnes Chitinhäutchen wie ein Trommelfell ein; es ist die unverdickte Partie der Chitinhaut. Querschnitte (Fig. 6) lehren eine weitere Komplikation der Architektur, die darin besteht, dass der ganze innere Hohlraum der Duftschuppe nicht eine einheitliche Röhre darstellt, sondern ein komplicirtes System neben einander herlaufender Hohlräume (Fig. 6*grk*, *fk*). Diese verlaufen in der Längsrichtung der Schuppe in Gestalt hexagonaler Hohlprismen oder mehr rundlich umschriebener Cylinder von sehr verschiedener Weite ihres Lumens. Gewöhnlich findet man auf einem Querschnitt eine wechselnde Zahl weiterer Kanäle (Fig. 6*grk*), die von einer größeren Anzahl sehr englumiger (*fk*) umgeben sind. Distalwärts wird dies System von Hohlräumen immer zartwandiger und durchsichtiger, um schließlich im Bereich der distalen Anschwellung ganz zu verschwinden. Schon eine Strecke vor der Endkeule scheint das Lumen der Duftschuppe einheitlich zu werden, denn man erkennt auf Schnitten von 1 μ bei stärkster Vergrößerung nur noch die Längsstreifung, die von den außen verlaufenden Verdickungsleisten herrührt, und die Querstreifung. In vielen Fällen gelingt es jedoch nicht, an der distalen Keule eine Querstreifung nachzuweisen, während die Längsstreifen stets deutlich bleiben. Warum nicht auch in der proximalen Partie das Lumen der Schuppe einheitlich wird, erklärt sich aus mechanischen Gründen. Die Wände der Schuppen haben während der Erektion einen ziemlich starken Druck auszuhalten, der gelegentlich zu einer Zerreißung führen könnte. Um diese zu verhindern, haben die Schuppen ihre ursprüngliche Struktur, bei welcher die Chitinplatte nach Baer[1] von parallel verlaufenden Kanälchen durchzogen wird, beibehalten. So vertheilt sich der Druck der Flüssigkeit auf mehrere Wände und ein Zerreißen ist unmöglich gemacht.

Was nun den Austritt des Duftsekretes betrifft, so glaube ich nicht, dass Bertkau die richtige Erklärung gefunden hat. Er nimmt an, dass aus einer distalen Öffnung, nach der ich vergebens gesucht habe, das ätherische Öl austrete und in Form blass gelbgrün gefärbter Tröpfchen der Duftschuppe anhafte, um von hier aus zu verdunsten. Anfangs hielt ich diese Angabe für richtig, da die eigenthümlichen Bauverhältnisse der Schuppen besonders basalwärts in der That gelbgrüne Tröpfchen vortäuschen. Bei näherer Untersuchung

[1] M. Baer, Über Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1899.

ergab sich jedoch, dass diese Tröpfchen nicht der Außenfläche anhafteten, sondern im Innern der Schuppe selbst lagen. Dass es sich hier nicht um ein Sekret handelt, das an dieser Stelle nur das ätherische Öl sein könnte, geht aus folgenden Gründen hervor: ein Sekret würde nicht in so regelmäßigen Formen gerinnen, in denen uns der Bau des Schuppeninnern hier entgegentritt. Das Sekret würde nicht genau die gleiche gelbgrüne Farbe haben, wie das umgebende Chitin, sondern würde mit Wahrscheinlichkeit etwas Farbstoff aufnehmen. Als ätherisches Öl könnte es weder gerinnen noch der Einwirkung der verschiedenen lösenden Reagentien widerstanden haben, der es während der Vorbereitung zum Schneiden ausgesetzt war. Um ganz sicher zu sein, machte ich Schnitte durch längere Zeit mit Kalilauge behandelte Schuppen und fand das Bild unverändert. An lebend untersuchten Thieren fand ich niemals Tröpfchen an den Duftschuppen, auch dann nicht, wenn diese durch Druck der Tibia mit einer feinen Pincette zur Erektion gebracht waren und einen intensiven Duft producirten. Ich glaube darum nicht, dass das Duftsekret die Schuppen überhaupt in flüssiger Form verlässt, wenigstens nicht in noch unter dem Mikroskop wahrnehmbaren Mengen. Vielmehr entweicht es in Gasform auf dem Wege der Diosmose durch die dünnhäutigen Poren der Duftschuppen, die durch den Blutdruck mit flüssigem Sekret straff gefüllt und zur Erektion gebracht werden. Am ausgiebigsten dürfte der Duftaustritt an der distalen Keule sein, deren Wände äußerst zart sind und beim Rückgang der Erektion kollabiren.

Mit Rücksicht auf die Zartheit des Duftorgans findet sich eine Vorrichtung, durch die es vor äußeren Einflüssen geschützt wird, so lange es nicht in Funktion tritt. Diese an der Unterseite des ersten Abdominalsegments gelegenen Schutztaschen beschreibt BERTKAU im Allgemeinen richtig und ich kann auf diesen Autor verweisen. Erwähnt sei hier nur im Besonderen noch die Auskleidung dieser Säckchen mit feinen Haaren, in die wahrscheinlich die Häkchen der Tibia, die sich nur an dem Theil finden, der in der Tasche verborgen liegt, sich einhaken und so das Duftorgan derart in ihr festhalten, dass es zu seiner Befreiung der Anwendung einiger Gewalt bedarf.

Zum Schluss sei noch Einiges über den Flug und die Kopulation im Zusammenhang mit dem Duftorgan erwähnt.

An windstillen Abenden kurz vor oder bald nach Sonnenuntergang kann man vom Mai bis zum Anfang des Juli, am häufigsten

jedoch in der ersten Hälfte des Juni[1], den Flug und die Werbung des männlichen *Hepialus hectus* beobachten. BERTKAU's Angabe geht dahin, dass das Männchen in etwa 1 m Abstand vom Erdboden über dem »im Grase sitzenden Weibchen« hin und herpendelt. Meist ist die Höhe des Fluges jedoch eine weit geringere, und ich bezweifle, dass jemals das »im Grase sitzende Weibchen« an einer Stelle wirklich aufgefunden wurde, über der das Männchen mit solcher Beharrlichkeit hinfliegt, dass es den einmal gewählten Ort freiwillig nur ganz ausnahmsweise zu verlassen scheint. Ich habe das fliegende Männchen häufig an demselben Fleck so lange beobachtet, bis es sich an einem Blatt oder Grashalm wieder zur Ruhe begab. Nur einmal sah ich ein Thier — das einzige, das an jenem Abend überhaupt flog — bei ziemlich lebhaftem Wind die zuerst gewählte Stelle verlassen, um einen windfreien Ort zwischen dichtem, von Hopfenranken umsponnenem Gebüsch aufzusuchen. Das Männchen pendelt im Ganzen nach meinen mit der Uhr kontrollirten Beobachtungen durchschnittlich nicht länger als 15 Minuten. Während dieser Zeit sieht man nicht selten, wie es sich auf kurze Zeit mit dem Leib nach unten an einem Blatt anhängt und mit den nur in der Ruhe dachförmig anliegenden Flügeln jene oscillirende Bewegung ausführt, die vielfach bei den Lepidopteren beobachtet wird. Die Duftorgane bleiben während dieser Zeit in voller Thätigkeit, d. h. sie werden nicht in die zu ihrer Aufnahme bestimmten Taschen gesteckt, und die Duftschuppen sind gespreizt. Dementsprechend strömt das Thier eben so wie beim Fluge, während dessen sich das Verhalten der Duftorgane nicht genau direkt beobachten lässt, einen sehr intensiven, noch in der Entfernung von $^1/_2$ m deutlich wahrnehmbaren, zarten, angenehm aromatischen Geruch aus, der sich nur schwer genauer beschreiben lässt. Eigenthümlicherweise strömt das vorstülpbare Doppelhorn der Larve von *Papilio machaon* einen ganz ähnlichen Duft aus, der aber bei seiner starken Koncentration und seiner Bestimmung als Schreckmittel eher unangenehm genannt werden kann. In starker Verdünnung aber ist die Übereinstimmung mit dem Geruch von *Hepialus hectus* sehr auffallend. Er ist dann von dem Duft der Walderdbeeren (Fragaria vesca) kaum zu unterscheiden. BARRETT[2] äußert sich über diesen Duft: — that this species . . . . diffuses a very decided perfume, almost exactly the

[1] Diese Angaben beziehen sich auf die Umgebung von Berlin.

[2] C. G. BARRETT, Odour emitted by the male of *Hepialus hectus*. Entomol. Monthly Mag. Vol. XIX. Sept. 1882. p. 90—91.

same as the perfume given off by the larva of *Papilio machaon*, when its curious forked tuberkle is extrudet, and more like that of ripe pine — apple than any other perfume that I know of[1].« — Hat das Thier einige Minuten geruht, so setzt es seinen Pendelflug fort, um sich endlich, falls sich kein Weibchen einstellt, mit dachförmig angelegten Flügeln und in den Taschen verborgenen Tibien wahrscheinlich bis zum nächsten Abend im Gesträuch meist an der Unterseite eines Blattes zur Ruhe zu begeben. Auf Grund der Vermuthung, dass das Männchen während seines Fluges um ein in der Nähe befindliches Weibchen werbe, suchte ich längere Zeit vergeblich nach diesem. Denn das Männchen, das an dem umworbenen Weibchen schließlich die Kopulation vollziehen musste, wenn HERING's[2] von BERTKAU adoptirte Vermuthung richtig war, blieb allein und konnte demnach nicht als Wegweiser zum Auffinden des Weibchens dienen. In der That verharrt auch das Weibchen keineswegs in passiver Ruhe, sondern es ist beim Aufsuchen des anderen Geschlechts eben so aktiv, wie das männliche Thier. Ich beobachtete wiederholt, wie sich ein Weibchen zwei dicht bei einander fliegenden Männchen zugesellte, eine Zeit lang genau deren Pendelflug imitirte, so dass es nur an dem relativ umfangreichen Abdomen erkannt und von den Männchen unterschieden werden konnte und schließlich in der Luft sich mit einem der männlichen Thiere paarte, mit dem es zu Boden fiel und gefangen wurde. BARRETT[3] theilt eine etwas abweichende Beobachtung mit, wonach ein Weibchen zwei pendelnden Männchen, durch den Duft angelockt, zuflog und sich in ihrer Nähe mit lebhaft oscillirenden Flügeln niedersetzte. Zu diesem Weibchen nun flog, sich ihm mit pendelndem Flug allmählich nähernd, ein Männchen, bis es dessen oscillirende Flügel berührte. Dem gegenüber kann ich nur betonen, dass ich die Kopulation sich stets nur in der Luft während des Fluges beider Geschlechter vollziehen sah. Dass in-

---

[1] Da eine gewisse Ähnlichkeit im Duft von *Hepialus hectus* und dem Geruch der Larve von *Papilio machaon* besteht, lag die Vermuthung nahe, dass auch die duftbereitenden Drüsen beider Thierformen Übereinstimmungen in ihrem histologischen Bau zeigen. Um dies festzustellen, machte ich Schnitte durch die Drüsen der Larve von *Papilio machaon*, die mir Herr Dr. GRUNER freundlichst zur Verfügung stellte. Dabei stellte sich heraus, dass hier die Drüsenzellen, ihr Plasma, sowie der nur in der Einzahl vorhandene Kern einen durchaus anderen histologischen Bau zeigen als bei *Hepialus hectus*.

[2] Stett. Entom. Zeitung. 1845. p. 312.

[3] CH. G. BARRETT, Singular habit of *Hepialus hectus*. Entomol. Monthly Mag. Vol. XXIII. p. 110.

dessen der Fall, den BARRETT beobachtet hat, auch gelegentlich eintreten kann, erscheint keineswegs ausgeschlossen, wenn es auch nach meinen Erfahrungen nicht die Regel ist. — Es kann nicht befremden, dass die Weibchen sich mit Vorliebe zwei tanzenden Männchen zugesellen, da der Duft um so intensiver ist, je mehr Thiere zu seiner Erzeugung in Thätigkeit treten. Dass ein weiblicher *Hepialus hectus* sich einem isolirt pendelnden Männchen zugesellte, habe ich selbst nie gesehen. BERTKAU, der beim Fang zufällig ein Weibchen mit dem Hute vom Gras abgestreift zu haben meint, hat jedenfalls das mit den Männchen in der Luft schwärmende Weibchen gefangen.

In zwei Fällen gelang es mir mit Hilfe der Weibchen einige Männchen aufzufinden. Ich hatte wiederholt einige *Hepialus hectus* während des Fluges gefangen, die sich genau wie die männlichen Thiere in Form einer liegenden Acht hin- und herschwangen, dann aber zu meiner Überraschung als Weibchen sich herausstellten. Ich folgte nun einem solchen durch den dicken Hinterleib im Fluge leicht kenntlichen Weibchen, das eine Zeit lang an einer Stelle pendelte, dann in relativ langsamem Zickzackflug sich einige Schritte weiter an einen anderen Ort begab, um dort weiter zu pendeln. Von hier aus flog es durch den Duft zweier Männchen gelockt diesen zu, um alsbald mit deren einem in copula auf das Moos zu fallen. Ganz ähnlich verhielt sich das zweite Weibchen. Es geht hieraus mit vollkommener Sicherheit hervor, dass das Männchen mittels seines Duftes das in der beschriebenen eigenthümlichen Form suchend umherschwärmende Weibchen zunächst nur anlockt, letzteres aber das Männchen aktiv aufsucht, wobei ihm der Duft den Weg weist. Somit ist in diesem besonderen Fall der Duft in erster Linie ein Lockmittel. —

Es ist wohl anzunehmen, dass der Duft der Lepidopterenmännchen im Allgemeinen und so auch bei den Vorfahren des *Hepialus hectus*, ausschließlich die Aufgabe hatte, das Weibchen zur Begattung zu reizen, wie es wohl auch bei anderen Hepialiden noch jetzt der Fall ist. Erst bei der weiter fortschreitenden Entwicklung und Vervollkommnung des Duftorgans unseres Falters mag der Duft in Verbindung mit der Gewohnheit des eigenthümlichen Fluges die Bedeutung eines Lockmittels gewonnen haben, der den Weibchen das Auffinden der Männchen erleichterte. Damit wäre vorausgesetzt, dass schon den Vorfahren von *Hepialus hectus* bis zu einem gewissen Grade der Pendelflug eigenthümlich war, noch bevor das Duftorgan

seine jetzige Entwicklung erreicht hatte. In der That scheinen andere Arten der Gattung *Hepialus*, z. B. *Hepialus humuli*, den ich selbst zu beobachten keine Gelegenheit fand, eine der des *Hepialus hectus* ganz ähnliche Art des Fluges anzunehmen, sobald er ein Weibchen aufgespürt hat. Aus der Beschreibung Robson's[1], der diesen Falter bei der Paarung beobachtete, geht hervor, dass das Männchen über dem Weibchen ganz ähnlich hin und herpendelt, wie *Hepialus hectus.* Es lässt sich indessen nicht entscheiden, ob der Pendelflug erst mit der Entwicklung der Duftorgane gleichzeitig vom Männchen erworben und dann durch Vererbung auf das Weibchen übertragen wurde, wenn mir auch die letztere Annahme weniger wahrscheinlich erscheint, als die erstere.

Versuchen wir dem Verständnis des eigenthümlichen Fluges näher zu kommen, so ergiebt sich aus der Thatsache, dass er auch dem Weibchen, dem die Duftkölbchen fehlen, eigen ist, dass er nicht in direktem causalem Zusammenhang mit den Duftorganen steht, d. h. es handelt sich bei ihnen nicht um Balancirstangen oder Organe, die zu dem Flugvermögen in ähnlicher Beziehung stehen, wie die Halteren bei den Dipteren. Es fragt sich nun, welchen Nutzen für das Thier die Gewohnheit gerade dieser Form des Fluges haben kann, und ich komme auf Grund des bisher Mitgetheilten zu folgendem Resultat. Hätte das Männchen einen schnellen oder auch nur sich auf weitere Flächen ausdehnenden Flug, so würde der Duft in so starker Verdünnung der Luft beigemischt und leicht verweht werden, dass er das Weibchen nur ausnahmsweise erreichen und auch dann nicht von wesentlichem Nutzen sein könnte, da das schwerfälligere Weibchen das Männchen im Fluge einholen müsste. Um dem Weibchen, wenn es diese Rolle einmal übernommen hatte, das Auffinden des Männchens möglichst leicht zu machen, ist gerade, wenn der Flug nicht ganz aufgegeben werden sollte, der Pendelflug am geeignetsten. Denn durch ihn wird der Duft über einen geringen Raum verbreitet und behält eine sehr wirksame Koncentration, auf die selbst unser stumpfes Geruchsvermögen noch reagirt. Kommt nun das Weibchen bei seinem suchenden, abwechselnd pendelnden und im Raum fortschreitenden Flug in den Duftbereich, so kann es das Männchen ohne Weiteres finden. Die Frage liegt nahe, warum das Männchen den Flug nicht ganz aufgegeben und seine Rolle vollständig mit dem Weibchen vertauscht habe. Denn schließlich würde

[1] John E. Robson, The flight and pairing of the genus *Hepialus*. Entom. Monthly Mag. Vol. XXVII. 1891.

dasselbe erreicht werden, wenn das Männchen ruhig an einer Stelle verharrte und den Duft ausströmte. Aber es kann kaum bezweifelt werden, dass durch das Hin- und Herfliegen dem Weibchen das Auffinden des Männchens erheblich erleichtert wird, da ein sich bewegender Gegenstand eher ins Auge fällt, als ein unbewegter. Gleichzeitig wird auch diese Art des Fluges der Luft den Duft in viel wirksamerer Weise mittheilen, als es der Fall sein könnte, wenn die Duftquelle unbewegt bliebe. Außer den angeführten Ursachen dürfte wohl der dem männlichen Geschlecht bei den Lepidopteren in der Regel eigene stärkere Bewegungsdrang, die in seiner Natur begründete Aktivität bei der sexuellen Funktion in hohem Grade dahin mitgewirkt haben, dass das Männchen den Flug, wenn auch in dieser merkwürdig modificirten Form beibehielt.

Es ist anzunehmen, dass das Männchen erst mit der Entwicklung der Duftdrüsen das aktive Aufsuchen des Weibchens aufgegeben hat, das sonst bei den Lepidopteren und insbesondere bei jenen alten Formen, denen die Hepialiden angehören, die Regel ist. A. Seitz[1] sagt hierüber p. 827: »Bei manchen Hepialiden stürmen sie (die Männchen) geradezu kolonnenweise an, sobald das Weibchen an einem Grashalm emporkriechend, sich dem Schutze der Rasendecke enthebt, und drängen sich sofort in dichten Scharen um den Falter, so dass ein regelmäßiger Kampf entsteht, und sie sich gegenseitig an der Ausführung des Aktes hindern.« Jedenfalls haben wohl die Vorfahren von *Hepialus hectus* in ähnlicher Weise um das Weibchen gekämpft, wobei ihnen der Duft zunächst lediglich als Reizduft behilflich war. Nehmen wir nun an, dass das Weibchen unter den werbenden Männchen eine Auslese traf — eine Vermuthung, die durch das Benehmen der Weibchen von *Hepialus hectus*, welche zwei tanzenden Männchen einem einzelnen gegenüber wegen des intensiveren Duftes den Vorzug geben, gestützt wird — und stets die am stärksten duftenden Männchen bevorzugte, so konnte durch diese während langer Zeiträume geübte Auslese mit Hilfe der Vererbung ein Duftorgan von so komplicirtem Bau und solcher Intensität des Duftes erzielt werden, wie wir es jetzt an dem Falter beobachten. Mit dieser enormen Entwicklung des Duftapparates ging aber, nehme ich an, auch jene Veränderung in der Art der Werbung Hand in Hand, d. h. das Weibchen wurde gezwungen, die Männchen aufzusuchen. Dem Männchen würde es durch die Entwicklung des in

[1] Adalbert Seitz, Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Theil. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Abth. für Systemat. Bd. VII. 5. Heft. p. 823—851.

seiner unmittelbaren Umgebung äußerst intensiven Duftes schwer, wenn nicht unmöglich sein, einen etwa dem weiblichen Thier anhaftenden Geruch vor dem eigenen wahrzunehmen. —

Schließlich sei noch auf einen anderen Umstand hingewiesen, der dem suchendem Weibchen zu Hilfe kommt. *Hepialus hectus* findet sich — ich habe ihn an drei verschiedenen Orten beobachtet — immer auf einem bestimmt begrenzten Flächenraum von kaum mehr als 50—100 Schritt. Außer einer bestimmten Grenze fand ich ihn niemals, so dass während der Flugzeit die Zahl der schwärmenden Thiere eine relativ große ist. Darum findet man auch nicht selten 2—3 Männchen vereint pendeln, und diese werden den solitären von den Weibchen stets vorgezogen, welche bei ihrem suchenden Fluge regelmäßig sehr bald auf die schwärmenden Männchen stoßen müssen. Warum sich die Thiere auf einen so engen Flächenraum beschränken, lässt sich um so weniger ohne Weiteres begreifen, als die Vegetation und anscheinend alle sonstigen Bedingungen auf weite Strecken über den Flugplatz hinaus die gleichen blieben.

Dass beide Geschlechter von *Hepialus hectus* ihr Flugvermögen in den Dienst anderer, als sexueller Zwecke stellten, habe ich nicht beobachtet. Ich sah die Thiere nur pendeln oder ruhen.

Berlin, im August 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der in den Figuren vorkommenden Buchstaben:

Bh, *BH*, Bindegewebshülle;
Bl, Blut;
Blk, Blutkörperchen;
Bkl, Bälkchen zwischen Plattenepithel und Bindegewebshaut;
Ch, Chitin;
Df, Duftfeld, Porenfeld;
Dp, Duftporen;
Ds, Duftschuppen;
Dz, Drüsenzellen;
Ek, große Epithelkerne in der Umgebung der Poren;
fe, Femur;
fk, englumige Kanäle der Duftschuppen;
grk, weitlumige Kanäle der Duftschuppen;
Ll, Längsleisten der Duftschuppen;
mk, mittelständiger Kern;
PE, Plattenepithel;
S, Schüppchen der Duftpore;
ta, Tarsus;
ti, Tibia;
tr, Tracheenstamm;
wk, wandständiger Kern.

Tafel XV.

Fig. 1. Femur und Tibia des dritten rechten Beines von *Hepialus hectus* ♂ von der Ventralseite aus gesehen. Nach einem gefärbten Präparat. In der

distalen Partie der Tibia sind in die Drüsenzellen beide Kerne (*mk*, *wk*) eingezeichnet, die in verschiedenen Ebenen liegen, so dass man bei höherer Einstellung die mittelständigen, bei tieferer die wandständigen Kerne sieht.

Fig. 2. Tibia macerirt, so dass das Duftfeld (*Df*) mit den Duftporen (*Dp*) deutlich wird.

Fig. 3. Duftpore mit den Schüppchen (*S*) stärker vergrößert.

Fig. 4. Querschnitt durch die distale Partie der Tibia noch im Bereich des Porenfeldes. Drei Poren und Duftschuppen sind angeschnitten.

Fig. 5. Schnitt durch die distale Partie der Tibia parallel zum Porenfeld im Niveau der wandständigen Kerne. Das Bild zeigt in erster Linie die Vertheilung der Bluträume (*Bl*) zwischen den Drüsenzellen (*Dz*).

Fig. 6. Querschnitt einer Duftschuppe im Bereich der proximalen Hälfte. *fk*, *Ll* stellen die dieselbe durchsetzenden Längskanäle dar.

Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni Allm.

Von

J. Wulfert.

(Aus dem zoologischen Institute zu Rostock.)

Mit Tafel XVI—XVIII.

Gonothyraea loveni, eine *Campanularide*, ist schon mehrfach der Gegenstand von entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gewesen. Ich erinnere an die alte Arbeit LOVEN's (26) und an die von R. S. BERGH (8) aus dem Jahre 1878. Beide Werke entsprechen nicht mehr den Anforderungen, die jetzt, bei den seither so wesentlich vervollkommneten Untersuchungsmethoden, an eine entwicklungsgeschichtliche Arbeit gestellt zu werden pflegen. Es erschien daher eine erneute Untersuchung dieser Hydrozoe als wünschenswerth.

Die Arbeit wurde im Winter 1900 und Sommer 1901 im zoologischen Institute der Universität Rostock unter der steten Leitung und liebenswürdigen Unterstützung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. SEELIGER, ausgeführt. Möge es mir gestattet sein, ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank hierfür auszusprechen.

Außerdem habe ich die angenehme Pflicht, Herrn Prof. WILL für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, sowie für die Winke bei Auswahl der Litteratur zu danken.

Gonothyraea kommt allgemein verbreitet in der Ostsee bei Warnemünde vor; das Thier sitzt auf Seegras (Zostera marina) fest; schon wenige Kilometer von der Küste entfernt, ist es möglich, Material in reichlichem Maße zu erhalten. BERGH beschreibt *Gonothyraea* als reichlich verbreitet bei Kopenhagen und Svendborg, dessgleichen ist bei Kiel das Vorkommen dieser Hydrozoe bekannt, so dass *Gonothyraea* im gesammten Gebiete der westlichen Ostsee vorzukommen scheint.

Wegen der Undurchsichtigkeit der Eier von *Gonothyraea* waren bei der Beobachtung des lebenden Objektes nur unsichere Resultate zu gewinnen; was auf diese Weise gesehen werden kann, hat bereits R. S. Bergh in größtentheils richtiger und genauer Weise beschrieben. Ich habe desshalb auf Schnitten durch konservirtes Material einen zuverlässigeren Einblick in die Vorgänge der Entwicklung zu gewinnen gesucht. — Die Konservirung der Gonophoren — eine vorherige Isolirung der Eier war schlechterdings unmöglich, da sie fast stets in Folge der festen Konsistenz der umgebenden Medusenhüllen zerrissen wurden — geschah ausschließlich mit Sublimat-Essigsäure (auf 100 Theile 8 %igen Sublimat-Seewassers 2 Theile koncentrirter Essigsäure).

Von Farbstoffen wählte ich die Doppelfärbung mit Ehrlich-schem Hämatoxylin und ca. 2 % Orange G in wässriger Lösung. Die Methode giebt vorzügliche Bilder und ist sehr zu empfehlen.

Die Untersuchung der Centrosomen geschah an in Flemming'scher Lösung (schwaches Gemisch) konservirtem Material. Sehr zu statten kam mir hierbei die soeben erschienene Arbeit Boveri's: »Über die Natur der Centrosomen«, vierter Theil der Zellenstudien (6). Die Färbung geschah nach der verbesserten Eisen-Hämatoxylinmethode Heidenhain's (cf. Mayer & Lee).

Die Festheftung der Planula und ihre weitere Entwicklung zum fertigen Hydroidpolypen wurde an Thieren beobachtet, die sich in den Aquarien aus Eiern entwickelt hatten.

1. Die Entstehung der Geschlechtsprodukte.

Die festsitzenden medusoiden Anhänge von *Gonothyraea* stehen bezüglich ihrer Organisation in der Mitte zwischen freien Medusen und einfachen Sporosaks; ihr Studium erscheint desshalb von besonderem Interesse.

Allman (1) giebt als Erster eine Darstellung der Schichten, die bei der Bildung der medusoiden Gonophoren von *Gonothyraea* betheiligt sind. Seine Ausführungen lassen entsprechend dem damaligen Stande der noch jungen Keimblätterlehre an Klarheit zu wünschen übrig. Die Ektotheka, Mesotheka und Endotheka Allman's entsprechen nicht ganz den Schichten der Medusenglocke, die wir gegenwärtig als wesentlich verschiedene Theile zu unterscheiden pflegen. Die Endotheka ist nichts Anderes als das Ektoderm des Magenstiels der Meduse. Die Mesotheka entspricht im Wesentlichen der Stützlamelle; das Ektoderm der Subumbrella hat Allman nicht gekannt,

denn es fehlt bei ihm jede Angabe hierüber. Die Ektotheka, »with thread-cells« mit ihren Nesselzellen ist gleich dem Ektoderm der Meduse. Bei meinen Untersuchungen konnte ich im Entoderm der Meduse die Radiärgefäße und den Ringkanal erkennen und eben so treten die Tentakel auf Totalpräparaten gut hervor.

Die Gonangien entspringen nach Weismann (34) »nicht eigentlich in der Achsel zwischen dem Hauptast und einem Hydranthenstiel, sondern von der Basis des letzteren selbst, da wo er von dem Hauptast abgeht«. Männliche und weibliche Gonangien sind auf Jugendstadien äußerlich nicht von einander zu unterscheiden; ihre Gestalt vergleicht Weismann treffend mit einem umgekehrten Zuckerhut.

Was die Entstehung der Keimzellen betrifft, so geben Autoren wie Lendenfeld (24), Tichomiroff (33), offenbar getäuscht durch die Ähnlichkeit junger Keimzellen mit gewissen Entodermzellen des jungen Gonangiums an, dass jene aus dem inneren Keimblatt des Gonangiums entständen. Erst die Untersuchungen Weismann's und de Varennes' stellten die Anwesenheit der Keimzellen im Entoderm des Stammes und der Zweige des Gonangiums (Fig. 1), ferner ihre Wanderung in die Gonangien fest. Diese Eizellen ragen niemals frei in die Leibeshöhle, sondern sind stets von einem, oft allerdings sehr feinen, Epithelüberzug bedeckt. Weismann verwendet bekanntlich diese Thatsache für seine Theorie, dass die Geschlechtszellen im Entoderm eingewanderte Ektodermzellen seien, die die Stützlamelle durchbohrt hätten und gewissermaßen in der Tiefe des Entoderms liegen blieben. Diese aus rein theoretischen Gesichtspunkten aufgestellte Lehre gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass die jungen im Entoderm sich vorfindenden Geschlechtszellen gewissen ektodermalen interstitiellen Zellen ungemein ähneln. Von diesen letzteren sind sie nur durch den merklich vergrößerten Kern und ein stark glänzendes Kernkörperchen unterschieden; dass sie nun in der That aus diesen interstitiellen Zellen hervorgehen, um nach Durchwanderung der Stützmembran zu Urgeschlechtszellen zu werden, werde ich im Folgenden feststellen. Wenn auch die Wanderung dieser Zellen aus dem Ektoderm ins Entoderm schon durch die amöboide Form der Elemente an und für sich wahrscheinlich ist, muss doch versucht werden, den Vorgang an einer lückenlosen Reihe aller Zwischenstadien klar zu legen.

Unterhalb eines jungen Gonangiums findet man im Cönosark recht häufig Zellen derart in der Stützlamelle liegen (Fig. 2*a*), dass diese Lage nur als eine Folge der Durchwanderung der Stützlamelle

aufgefasst werden kann. Die Stützlamelle ist an dieser Stelle verdickt, intensiv gefärbt und grenzt sich scharf von den eingewanderten Keimzellen ab. Weiterhin sehen wir auf dieser Figur in der Entwicklung fortgeschrittenere Eizellen im Entoderm liegen; im Ektoderm hingegen treffen wir alle Übergangsformen von interstitiellen Zellen zu Ooblasten an: zwischen jüngeren, die sich kaum von den gewöhnlichen interstitiellen Zellen unterscheiden, liegen solche, die den im Entoderm liegenden Zellen bereits an Größe gleichen. Der Grund, dass die Ooblasten ihre primäre Keimstätte im Ektoderm verlassen, mag wohl darin liegen, dass sie im Entoderm günstigere Ernährungsbedingungen als im Ektoderm finden. Die Keimzellen wandern in Folge ihrer amöboiden Bewegungsfähigkeit aktiv den Stamm hinauf. Hinsichtlich der Ausdehnung des Wanderungsgebietes wird WEISMANN Recht haben, wenn er die Wanderung im Allgemeinen nur bis zum nächsten Gonangium reichen lässt.

Auch bei *Gonothyraea* leitet, gleichwie bei vielen anderen näher untersuchten Hydrozoen ein ektodermaler Glockenkern die Entstehung der Meduse ein. In Fig. 3 sehen wir, wie eine Zellvermehrung im Ektoderm den Entodermblindsack des Blastostyls vor sich her treibt und jederseits zu einer Entodermduplikatur Anlass giebt; wir haben hier die erste Anlage der Radiärgefäße und der beiden Schichten der Entodermlamelle vor uns. In der Folge differenziren sich die Zellen des Glockenkerns zum Epithel der Subumbrella der Meduse. Eine sekundär im Glockenkern auftretende Glockenhöhle (Fig. 4) wird durch den bald mächtig empordrängenden Spadix zum Theil wieder verdrängt. Zu dieser Zeit durchbrechen die Eizellen die Stützlamelle des Spadix und treiben hier das Ektoderm vor sich her, das nun die Eier wie ein feines Zellhäutchen überzieht. Bei älteren Eiern gelingt es nicht mehr, dieses das Ei umgebende Ektoderm nachzuweisen, es verschwindet bis auf einige Reste, die auf dem sich später zurückziehenden Spadix gelagert sind (Fig. 1). Gedrängt durch die rasch zunehmende Dottermasse des wachsenden Eies verschmelzen nunmehr die oben erwähnten beiden Schichten der Entodermlamelle zu einem einschichtigen Blatte, nur dort, wo die Radiärgefäße verlaufen, bleiben sie zweischichtig (Fig. 5*a*). Kurz vor Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens des Eies zersprengt die jetzt vollständig entwickelte Meduse die Gonotheka und tritt an der Spitze des Blastostyls nach außen. Erst in diesen frei über die Gonotheka sich erhebenden Medusen durchlaufen die Eier, die gewöhnlich in

einer Anzahl von 1—3 angelegt sind, die Furchung und weitere Entwicklung. Hier befinde ich mich hinsichtlich des Unterschiedes zwischen männlichen und weiblichen Mekonidien im Gegensatz zu Weismann. Dieser schreibt nämlich: »Die Autoren lassen die Mekonidien ohne Unterschied des Geschlechtes mit vier Radiärkanälen, einem Ringkanal und mit Randtentakeln versehen sein. Dies ist zwar für die Weibchen richtig, bei den Männchen aber kommen die Kanäle in der Regel nicht vor.« Ich habe in allen meinen Präparaten, sowie in denen, die mir vom Universitäts-Institute zur Verfügung gestellt wurden, diese Kanäle bei männlichen Medusen auffinden können (Fig. 5*a*, II). Die Zahl der Tentakel des Mekonidiums beträgt ca. 6—9. Es ist auffallend, dass die Tentakel um die Zeit der Befruchtung des Eies auf das deutlichste ausgebildet sind, um dann ziemlich schnell bis auf Rudimente zu verschwinden. Ich stimme mit Weismann überein, wenn er sagt: »Die Tentakel haben die Aufgabe den Samengehalt des umgebenden Wassers festzustellen und den Anstoß zur Öffnung des Glockenmundes zu geben.« Es gelang mir, an der Basis der Tentakel, bezw. am Glockenmunde eine wohl ausgebildete Ringmuskulatur festzustellen, die offenbar zu dieser eben angegebenen Funktion in Beziehung steht (Fig. 1*a*).

Die männlichen Keimzellen wurden zuerst von Bergh und Weismann aus dem Ektoderm des Glockenkernes hergeleitet. Weismann erkannte jedoch bald seinen Irrthum; er fand im Cönosark des Stockes, und zwar im Entoderm desselben, Keimzellen, welche eben so wie die weiblichen Keimzellen im Entoderm des Stammes und Blastostyls aufwärts wanderten, um schließlich in ein Gonophor einzutreten. Die primäre Keimstätte ist aber auch hier gleicherweise wie bei den weiblichen Keimzellen das Ektoderm. Man sieht häufig männliche Urkeimzellen des Ektoderm durch die Stützlamelle in das Entoderm einwandern. Fig. 2*b* zeigt uns Ursamenzellen jeder Größe im Ektoderm; eine Zelle durchwandert gleich wie bei den weiblichen Urkeimzellen die Stützlamelle, andere Spermatoblasten liegen schon im Entoderm. Sie sind plasmareich mit wohl kontourirtem Kern und einfachem Kernkörperchen versehen. In den Gonophoren zeigen sie Anfangs noch dasselbe Aussehen und dieselbe Kernbeschaffenheit wie im Entoderm des Stammes; dann nehmen sie allmählich durch fortgesetzte Theilung innerhalb der Gonangien an Größe ab, bis sie in älteren Gonophoren sich als kleine Spermatiden mit farblosem Protoplasma aber intensiv gefärbten Kernen darstellen. Ganz reife Spermatozoen bestehen nach Bergh aus einem biskuitförmig einge-

schnürten Köpfchen mit langem Geißelfaden. Die ältesten Entwicklungsformen, die mir zu Gesicht kamen, zeigten eine birnförmige Gestalt; Spermatozoen im Momente des Freiwerdens habe ich nicht beobachtet, immerhin wäre eine Quellung des Köpfchens und dadurch erfolgende biskuitförmige Gestalt des Spermatozoons im letzten Augenblicke möglich, wenn ich dies auch nicht für wahrscheinlich halte. Bemerkenswerth ist noch bei älteren Gonophoren eine feine Strahlung, indem die Spermatozoen mit ihren Geißelfäden vom Spadix aus in radiärer Anordnung nach der Peripherie ausstrahlen. Nachdem die Meduse sich ihrer Geschlechtszellen entledigt hat, zieht sie sich immer mehr und mehr zusammen, sie wird resorbirt, wie dies schon LISTER und nach ihm LOVÉN (26) erkannt haben.

CIAMICIAN (12), WEISMANN (34), TICHOMIROFF (33), BRAUER (10) haben bei verschiedenen Hydrozoen den Nachweis geführt, dass von den in den Glockenkern des weiblichen Gonophors einwandernden Keimzellen nur einige zu wirklichen Eizellen werden, die meisten von ihnen als Nährmaterial dienen. Die Angabe BRAUER's, dass die Sonderung in Ei und Nährzellen nicht erst in der Reifungsstätte zu erfolgen scheint, sondern schon während der Wanderung im Entoderm der Gonophorenknospe, kann ich nur bestätigen. Recht häufig findet man nämlich im Cönosark des Gonophors Eizellen, in denen der Kern noch seine kugelige Form zeigt, das zarte Chromatinnetz aber, welches die wirkliche Keimzelle aufweist, ist nicht mehr vorhanden: Das Protoplasma verräth schon deutliche Zeichen der Auflösung Ursprünglich sind alle Keimzellen gleichgeartet und zu demselben Zwecke prädestinirt, nur diejenigen aber werden zu Eizellen, welche durch eine bessere Ernährung und durch die Gunst der Lagebeziehungen bevorzugt sind. Ein großer Theil wird schon auf der Wanderung umgestaltet oder rückgebildet, andere, die die Reifungsstätte erreichen, fallen hier der besser ernährten und desshalb stärkeren Schwesterzelle zum Opfer, und zwar nehme ich mit DOFLEIN (15) an, dass hierbei die kleinere Zelle nicht von der größeren umschlossen und gefressen wird, ich habe das niemals beobachten können; sondern habe gefunden, dass die große Zelle an der Peripherie mit einer kleineren verschmilzt, sich das Plasma aneignet und den Kern vernichtet, indem sie die in demselben enthaltene brauchbare Substanz noch zu ihrer Ernährung verwendet. Auf diese Weise bemächtigt sich eine Zelle allmählich des Protoplasmas aller übrigen und gestaltet es zu Reservestoffen, dem Deutoplasma. Die weitere Ernährung erfolgt dann neben der Aufnahme flüssiger Substanzen vom Spadix

her durch immer wieder einwandernde »Nährzellen«. Sobald sie mit dem Ei in Berührung kommen, werden sie assimilirt. Recht auffällig war mir der folgende Fall von Phagocytose. Da der Spadix sich schon stark zurückgezogen hatte, handelte es sich um ein in der Entwicklung zurückgebliebenes Ei oder vielleicht auch um eine abgesprengte Blastomere. In diese sieht man nun zahlreiche Nährzellen von amöboider Gestalt einwandern, andere liegen schon mitten im Dotter, wieder andere sind bereits zerfallen und zeigen unregelmäßig gestaltete Plasmareste, die sich mit Hämatoxylin blau färben; ich habe diesen Vorgang in Fig. 6 abgebildet.

Im Zellkörper der jüngsten noch unreifen Eier lassen sich zwei Schichten unterscheiden: Ein peripheres, hyalines Ektoplasma und ein mit größeren Dotterschollen und Dotterkugeln versehenes Endoplasma. Das Erstgenannte umgiebt als eine verhältnismäßig dünne Schicht das Endoplasma (Fig. 7). Die Form des Eies schwankt bedeutend, bald ist sie rund, bald eiförmig, bald an dem einen Ende zugespitzter als an dem anderen. Beinahe immer aber sehen wir die der Gonophorwand zugekehrte Seite des Eies konvex gestaltet, die dem Spadix anliegende konkav (Fig. 1 und 5). Die Ursachen für dieses Variiren der Formen sind leicht erkennbar. Sie hängen davon ab, ob und wie viele andere Eier außerdem noch im Gonophor liegen. Findet sich nur ein Ei, so kann es den Raum allein ausfüllen, drängt die Gonophorenwand zur Seite und nimmt Kugelgestalt an. Liegen aber zwei bis drei Eier im Gonophor, so ist klar, dass die Eier in dem beschränkten Raume sich gegen einander pressen und in ihrer Entwicklung beeinflussen müssen. Ich komme auf diese Verhältnisse gelegentlich der Furchungsvorgänge noch zu sprechen. Die Größe des noch unreifen Eies nimmt im Gonophor um ein sehr Bedeutendes zu. Als Durchmesser der kleinsten Zellen fand ich 0,018, der größten 0,2 mm.

In der Mitte, manchmal jedoch auch etwas excentrisch liegt das wohl entwickelte Keimbläschen, dessen Größe gleichfalls je nach der Entwicklungsstufe recht verschieden ist: In den jüngsten Eiern ist sein Durchmesser ca. 0,009, in älteren 0,05 mm, es wächst also ebenfalls beträchtlich (Fig. 8, *1—5*). Das Keimbläschen ist stets von einer doppelt kontourirten Membran umgeben. Sehr jung zeigt es ein aus ziemlich dicken Strängen zusammengesetztes Fadenwerk, in dem sich deutlich Chromatinkörnchen nachweisen lassen. Mit dem Wachsthum des Eies wird das Chromatingerüst immer feiner, so dass das Keimbläschen bei schwachen Vergrößerungen fast homogen erscheint.

Bei sehr starken Systemen löst es sich in ein sehr engmaschiges Netzwerk mit Verdickungen in den Knotenpunkten auf.

Das Keimbläschen schließt den central gelegenen Nucleolus ein. Meist ist er rund, manchmal aber sah ich unregelmäßige Formen, vielleicht in Folge amöboider Bewegungen, wie sie ja beim Nucleolus schon von BERGH beobachtet wurden. Bemerkenswerth ist, dass bei *Gonothyraea* schon in noch sehr jungen Keimbläschen der Nucleolus in viele Theile zerfällt (Fig. 8, *2—4*). Immer drängte sich mir hierbei die Überzeugung auf, dass die Summe der entstehenden Nucleolen um ein Bedeutendes den Umfang des ursprünglichen einheitlichen Nucleolus überträfen. Es müsste dann eine Vermehrung der Nucleolarsubstanz bei der Entwicklung des Keimbläschens stattfinden. Möglicherweise wächst der Nucleolus durch Aufspeicherung der vom Chromatin des Keimbläschens verbrauchten Stoffwechselprodukte, um sie dann auf einem späteren Stadium, bei seiner Auflösung, dem Plasma zuzuführen. Regelmäßig finden sich im Nucleolus eine oder mehrere Vacuolen, oft sind sie so zahlreich, dass er ein schaumiges Aussehen annimmt. Veranlasst durch die neueren Arbeiten LIST's (25) und MALFATTI's (27), welche in verschiedenen Thierklassen im Nucleolus zwei verschiedene Substanzen nachgewiesen hatten, habe ich ihre Färbungsmethoden auch bei *Gonothyraea* in Anwendung gebracht. Ich habe aber trotz Aufwendung reichlichen Materials und sorgfältigster Färbung nach Angabe der Autoren stets nur Bilder erzielen können, wie ich sie in Fig. 8 abgebildet habe. Nach LIST's Methode gab der Nucleolus eine typische Berliner-Blau-Reaktion, bestand also nach der Definition LIST's aus einem »Nebennucleolus« (Fig. 8, *7*), nach MALFATTI färbte er sich mit Säurefuchsin, stellte somit »Paranuclein« dar. Dem entspricht auch, dass er sich bei meinen Doppelfärbungen mit Orange G färbte, doch nahm er hierbei einen etwas dunkleren Ton an, als ihn die sonstigen Zellelemente, die mit Orange färbbar sind, zeigen.

2. Reifung und Befruchtung.

Da nur die wichtigsten Phasen des Reifungs- und Befruchtungsvorganges an dieser Stelle behandelt werden sollten, konnte in die feinsten Details der Verhältnisse nicht eingegangen werden. — Während das Ei noch im Wachsen begriffen ist, rückt das Keimbläschen der Peripherie zu und wird von der Oberfläche nur durch eine schmale Schicht von Dotter geschieden. Ein weiterer Fortschritt der Reifung zeigt sich darin, dass die Membran des Keimbläschens faltig

und unregelmäßig wird und endlich ganz schwindet. Das Keimbläschen liegt jetzt ganz gegen die Oberfläche gepresst (Fig. 9). Die Nucleolen sind verschwunden. Von einem bestimmten Richtungskörperchenpol ist bei *Gonothyraea* nicht zu reden. Die Richtungsspindel kann sich an jeder beliebigen Stelle der Peripherie einstellen.

An einem mit der Heidenhain'schen Eisenhämatoxylintinktion gefärbten Präparate (Fig. 9) gelang es mir, in einem Keimbläschen, das an der Peripherie lag und sich kurz vor Bildung der ersten Richtungsspindel befand, ein feines schwarz gefärbtes Korn nachzuweisen, von dem allseitig feine Strahlen ausgingen, die von einem Kreis kleiner, stärker färbbarer Körnchen begrenzt wurden. Ich hatte es mit dem weiblichen Centrosoma zu thun; ich habe in der Folge dieses Ovocentrum noch in mehreren Präparaten nachweisen können, ohne aber jemals eine Theilung desselben gesehen zu haben. Auffallend war es mir daher immerhin, dass ich die Richtungsspindel ohne Centrosomen und ohne jede Polstrahlung fand.

Die Spindel ist von tonnenförmiger Gestalt und zeigt die rundlichen Chromosomen in einer annähernd kreisförmigen Linie angeordnet, in Fig. 10 bemerkt man deutlich bei starken Systemen eine Theilung derselben. In Bezug auf die Richtungsspindel von *Gonothyraea* befinde ich mich im Gegensatz zu Bergh, der bei dem »Richtungsamphiaster« eine deutlich ausgesprochene Strahlung bemerkt haben will. Ein einfacher Blick auf seine Figuren aber belehrt uns, dass Bergh gar nicht die Richtungsspindel gesehen hat, sondern zweimal die erste Furchungsspindel abbildet. Man vergleiche nur die so zu sagen abgemessene Größenübereinstimmung beider Spindeln und weiterhin die viel zu tiefe Lage seiner angeblichen Richtungsspindel. Die Zahl der Chromosomen beträgt 8, welche Zahl sich genau in meinen Präparaten hat feststellen lassen. Es werden zwei Richtungskörperchen abgestoßen (Fig. 11), für gewöhnlich sind sie rundlich, können sich aber dadurch, dass sie sich den Eihüllen eng anpressen, unregelmäßig gestalten. Das erste Polkörperchen übertrifft das zweite etwas an Größe. Während die chromatischen Elemente in der zweiten Spindel sich zu den beiden Tochterplatten theilen, beginnen auch die Chromosomen des ersten Richtungskörperchens sich unregelmäßig zu spalten (Fig. 10). Ein ruhender Kern ist in den Polkörperchen nicht vorhanden, vielmehr liegen die einzelnen Chromosomen zerstreut im Plasma.

Der im Ei zurückgebliebene Chromatinrest wird zum Eikern (Fig. 12); er gestaltet sich zu einem kugeligen Bläschen und liegt

peripher. Die Entstehung dieses weiblichen Pronucleus geht unter Bildung einer achromatischen Kernmembran, eines achromatischen Gerüstwerkes und unter Auflösung der Chromosomen in Mikrosomen vor sich.

Normal erfolgt nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens das Eindringen des Spermatozoons; ein Befruchtungsgrübchen, wie es BRAUER bei *Hydra* nachgewiesen hat, habe ich nicht gesehen. Im Gegentheil scheint bei *Gonothyraea* das Spermatozoon im Stande zu sein an jeder beliebigen Stelle in das Ei eintreten zu können. Gegen die Angaben VAN BENEDEN's (6) und BOVERI's (9), bei *Ascaris megalocephala*, dass das Sperma erst nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens befähigt sei, einen Einfluss auf das Protoplasma des Eies (Strahlung) auszuüben und sein Chromatin zum männlichen Vorkern umzubilden, kann ich anführen, dass ich in Fig. 13 mehrere Spermatozoen in ein Ei habe eindringen sehen, dessen Keimbläschen nicht einmal völlig reif war, da es noch der Oberfläche ziemlich fern lag. Dennoch hat sich ein Spermatozoon bereits mit deutlich ausgeprägter Strahlung dem Ei angelagert. Der Spermakopf beginnt sich zu einem bläschenförmigen ruhenden männlichen Vorkern umzubilden.

Die Bildung des männlichen Pronucleus kann also unabhängig von dem Reifezustand des weiblichen Kernes erfolgen. Die hier mitgetheilte Beobachtung steht in völliger Übereinstimmung mit den neuerdings bekannt gewordenen Thatsachen, dass auch kernlose Bruchstücke von Eiern durch ein Spermatozoon befruchtet werden können, und dass an diesen Eifragmenten sich die Furchung und Keimblätterbildung abspielen.

Allerdings ist ja diese eben besprochene Polyspermie etwas Abnormales, dieses ändert jedoch an der Thatsache selbst nichts.

In einem anderen Falle bemerkte ich in einem Ei, das sich eben zur Richtungskörperchenbildung anschickte, mehrere kleine verwaschene Strahlungen, in deren Mitte man zuweilen noch das unveränderte Chromatinkorn, meist aber keine Spur mehr davon findet. Dasselbe haben auch TICHOMIROFF, und nach ihm BRAUER bei *Tubularia* beobachtet. Polysperme Eier scheinen bei *Gonothyraea* überhaupt nicht zu den Seltenheiten zu gehören. Wie aber ein Ei, das mehrere Spermatozoen aufgenommen hat, sich weiterhin verhält, ob die beiden Spermakerne sich mit je einer Hälfte des Eikernes verbinden, und wie in diesem Falle die Furchung verläuft, oder ob sich nur der eine mit dem Eikern vereinigt, was dann das Schicksal

des anderen ist, darüber habe ich keine Beobachtungen sammeln können.

Während der Ausstoßung der Richtungskörper ist der Spermakern noch ziemlich homogen, sehr klein und intensiv färbbar. Allmählich quillt er auf und gewinnt ein gekörntes Aussehen. Eine achromatische Membran wird sichtbar und in dem achromatischen Gerüst ist der vorher kompakte Chromatinkörper in acht Chromosomen gespalten. Nachdem dann der zweite Richtungskörper ausgestoßen ist, verlässt der Spermakern den Mittelpunkt des Eies und wandert mehr oder weniger weit nach der Peripherie, wobei er stetig wächst, um sich hier mit dem Eikern zu vereinigen. Dies geschieht dann durch einfache Nebeneinanderlagerung der beiden Vorkerne im ruhenden Kernstadium (Fig. 14). In jedem Kern bilden sich selbständig die weiblichen und männlichen Chromosomen. Eine einheitliche Fadenschleife, als Vorläufer des Auftretens der diskreten Chromosomen, konnte ich nicht beobachten. Vielmehr entstehen die einzelnen Chromosomen direkt im achromatischen Gerüst, indem die chromatischen Mikrosomen sich um acht Mittelpunkte ansammeln und die Chromosomen hervortreten lassen.

Eine derartige Bildung des Spermakerns im Centrum des Eies und weiterhin erfolgende Nebeneinanderlagerung des männlichen und weiblichen Pronucleus ist nach meinen Befunden nicht die einzige Möglichkeit die Befruchtung einzuleiten; ich habe vielmehr noch einen anderen Vereinigungsmodus der beiden Geschlechtskerne beobachten können. Fig. 15 zeigt nämlich, wie das väterliche Chromatin in Gestalt einer kompakten Kugel in den Eikern aufgenommen wird. Hier bildet sich der Spermakern also nicht erst zu einem ruhenden bläschenförmigen Vorkern neben dem Eikern aus, sondern erst in diesem treten die einzelnen chromatischen Elemente gesondert auf. Dieser Modus der Befruchtung erfolgt stets da, wo das Spermatozoon gleich nach seinem Eintritt ins Ei auf den weiblichen Pronucleus trifft. Dieselbe Art der Verschmelzung wurde zuerst von O. Hertwig bei *Strongylocentrotus lividus*, später von Boveri (9) bei *Echinus microtuberculatus* und *Tiara* beobachtet. Die Chromosomenzahl des Spermahaufens betrug übereinstimmend mit der weiblichen acht.

Während der eben genannten Vorgänge innerhalb des Ei- und Spermakerns ist auch eine Veränderung mit dem durch das Spermatozoon ins Ei eingeführten Centrosoma vor sich gegangen (Fig. 15). Nachdem es bereits einen Theil des in der Zelle enthaltenen Proto-

plasmas (Archoplasma BOVERI's) bei der Wanderung auf den Eikern zu als körnige Kugel um sich zusammengezogen hat, beginnt es sich in der Nähe des Eikerns zu theilen. Das Archoplasma zerfällt gleichfalls in zwei Sphären. Wir haben das Bild meiner Fig. 16 vor uns. Die Aneinanderlagerung beider Geschlechtskerne hat stattgefunden; der Schnitt ist etwas schief gegangen, so dass der eine der beiden Kerne nur angeschnitten ist; in Wirklichkeit sind beide von gleicher Größe. Wir sehen in der Figur das eben getheilte Centrosoma eine deutliche Centralspindel noch zwischen sich führend. Jedes Centralkörperchen hat einen hellen Hof von »Archoplasma«. In meiner Fig. 17 habe ich das Centrosoma noch einheitlich dem Ei und Spermakern anliegend gefunden. Das Körperchen besteht aus einem Häufchen sehr kleiner Körner und ist von einem hellen Hof umgeben. Die Centrosomen rücken nach ihrer Theilung immer weiter aus einander, bis sie an die entgegengesetzten Pole des Furchungskernes gelangt sind, dann macht sich auch schon die Spindelbildung kenntlich, das Linin bildet Längsfäden und heftet sich an die Chromosomen an, sie zur Äquatorealplatte ordnend. Die Furchungsspindel zeigt eine herrlich ausgeprägte Astrosphäre; die Radien erreichen beinahe die Oberfläche des Eies; sie verlaufen jedoch nicht an allen Stellen vollkommen geradlinig, sondern zeigen hin und wieder Krümmungen, die durch zwischengelagerte Dotterschollen veranlasst werden (Fig. 18). Nach der Spaltung der Chromosomen rücken die Tochterplatten aus einander, und es beginnt die Rekonstruktion der beiden ersten Furchungskerne.

Ehe ich die Darstellung der Befruchtung beschließe, mache ich noch auf zwei interessante Erscheinungen aufmerksam, die mir unter meinen Präparaten aufgefallen sind. In dem ersten Falle (Fig. 19) sehen wir, wie der Furchungskern im Begriff ist sich aus mindestens sechs Kernbläschen aufzubauen. Jedem muss eine Gruppe von Chromosomen entsprechen, die sich selbständig zu ruhenden Kernen umzubilden beginnt. Welche Bläschen männlich sind, welche weiblich, ist nicht zu unterscheiden. Wohl kaum ist anzunehmen, dass innerhalb eines der Bläschen männliche und weibliche Chromosomen neben einander enthalten sind. Den gleichen Vorgang der Rekonstruktion eines Kernes aus einzelnen Bläschen bildet BOVERI gelegentlich der Bildung der beiden ersten Furchungskerne ab (Fig. 32, Zellen-Studien vierter Theil). Etwas Analoges zeigt weiterhin ein zweites Präparat (Fig. 20). Es handelt sich ebenfalls um einen Furchungskern, der aus zahlreichen einzelnen Kernbläschen im Entstehen begriffen

ist. Ich möchte das Bild als Charakteristikum für die Selbständigkeit der chromatischen Elemente in Anspruch nehmen. Denn es scheint mir, dass hier jedes einzelne Chromosom für sich in Umbildung zu einem einzigen ruhenden Kern begriffen ist. Erst später entsteht durch Zusammenfließen der zahlreichen Kernbläschen ein einheitlicher Furchungskern. Boveri schreibt hierüber Folgendes: »Wenn es ganz gleichgültig ist, ob das Kernmaterial einer Zelle in einem Kern vereinigt ist, oder vertheilt auf zwei oder mehrere Vacuolen, so folgt daraus, dass der gewöhnliche Kern weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit ist, sondern so zu sagen nur ein gemeinsames Haus für eine Anzahl gleichwerthiger von einander unabhängiger Elemente, die ihre Funktion eben so gut getrennt auszuüben vermögen. Diese selbständigen Theile sind die Chromosomen. Jeder solche Körper ist für sich im Stande einen Kern zu erzeugen, und nur ein solcher aus einem einzigen Chromosom entstandener Kern ist eine (relative) Einheit. Derselbe besitzt alle Kernqualitäten eben so wie ein aus 2, 10, 20 Chromosomen entstandener Kern.« Als ein Beweis für die Richtigkeit obiger Theorie und als ein schöner Beleg dafür, dass sich um jedes Chromosom ein Kernbläschen zu bilden vermag, habe ich geglaubt das Präparat hier geben zu müssen.

3. Furchung und Entodermbildung.

Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Furchung sind häufig bei Cnidariern beobachtet worden, nach Metschnikoff (28) liegen bei *Oceania armata* die Blastomeren völlig ordnungslos, für viele Hydroidpolypen giebt derselbe Autor eine »quasireguläre Furchung« an. Das Ei der Meduse *Polyxenia leucostyla* furcht sich manchmal äqual, manchmal inäqual. Dasselbe kann ich für *Gonothyraea* anführen. Während sich die Eier ziemlich regelmäßig furchen, wenn nur eins oder höchstens zwei Eier sich in der Meduse befinden, kommt es bei einer größeren Eianzahl innerhalb der medusoiden Gonophoren zu oft recht unregelmäßigen Furchungserscheinungen, und es ist dann erforderlich, um nur einigermaßen den Furchungsverlauf zu verstehen, lückenlose Serien zu haben und Schritt für Schritt die Umrisse von Zellen und Kernen aufzuzeichnen, denn man erhält manchmal die merkwürdigsten Bilder, deren Deutung nur durch diese allerdings etwas umständliche Methode gelingt. Dass aber derartige sich unregelmäßig furchende Eier zu Grunde gingen, habe ich nicht beobachtet; im Gegentheil gewannen die Planulae, die innerhalb der

Meduse eine abnorme Lagerung und Gestalt zeigten, sobald sie freischwimmend sich zu bewegen begannen, ihre normale wurmartig langgestreckte Form, wie ich es zum öftern am lebenden Objekte habe verfolgen können. Es ist dies aller Beachtung werth, denn wir sehen, dass die Macht der Vererbung im Stande ist die Entwicklung über Unregelmäßigkeiten hinweg, die durch Druck und andere Zufälligkeiten hervorgerufen sind, doch zu einem normalen Abschluss zu führen. Erscheinungen, die wir künstlich im Kompressorium hervorrufen können und die hier zumeist zu monströsen nicht lebensfähigen Bildungen führen, sehen wir auch in der Natur vorkommen, aber im Verlauf der Entwicklung überwunden werden, so dass der Endzweck, die Fortpflanzung der Art, gewahrt bleibt.

a. Beobachtungen über den regelmäßig verlaufenden Furchungsprocess.

Wir haben das Ei bei der Bildung der beiden Furchungskerne verlassen. Wenn sich die Eier im Stadium des Tochterknäuels befinden, bildet sich an der einen Seite, dort wo die peripherisch gelegene Furchungsspindel sich befand, eine ziemlich breite Einschnürung. Ich habe es nicht für nöthig erachtet, hierüber Abbildungen zu geben, denn diese centripetale Art der Abfurchung wurde zuerst bei *Gonothyraea* durch Bergh (8) festgestellt, später ist sie dann noch bei vielen Hydroidpolypen nachgewiesen worden. Der eben genannte Autor giebt hierüber allein sechs Abbildungen, auf die ich hinweise. Die genannte Einbuchtung streckt sich dann weiter ins Ei hinein und wird zu einer schmalen Spalte, an ihrem Ende verbreitet sie sich zu einem großen birnförmigen Lumen. Gleichförmig schreitet dann die Furche bis zum andern Ende des Eies vor. Bergh erwähnt im Texte (aus seinen Figuren geht es nicht hervor), dass im letzten Momente auch die gegenüberliegende Seite sich einzubuchten beginne, um mit der vorher beschriebenen Furche zusammenzutreffen und so die Abschnürung der Furchungskugeln zu vollenden. Ich habe diese Einschnürung von der gegenüberliegenden Seite her nicht gesehen, hatte vielmehr stets den Eindruck einer gleichmäßig nach der einen Seite hin erfolgenden Durchschnürung. Hiermit sind die ersten beiden Blastomeren gebildet (Fig. 21, 24*a*). Die ersten Furchungszellen zeigen ein Centrosoma und eine wohlausgebildete Strahlung, die sich ziemlich weit in die Dottermasse hineinerstreckt. Auf späteren Stadien macht sich die Sphäre nicht mehr in so reichem Maße geltend. Interessanter Weise bemerken

wir schon auf dem zweizelligen Stadium als die erste Andeutung der Furchungshöhle ein schmales Lumen zwischen den beiden Blastomeren. Noch während der ersten Durchschnürung der Dottermasse schreitet schon die Entwicklung der Kerne weiter fort; die Centrosomen theilen sich und rücken an gegenüberliegende Pole, die Kerne treten in das Knäuelstadium. Bald stellen sich die Spindeln ein, und wenn später die Tochterkerne gebildet sind, beginnt auch sehr bald von Neuem die Durchschnürung des Dotters zu vier Blastomeren.

Dabei wird an der Innenseite jeder der beiden ersten Furchungskugeln eine breite und flache Kluft gebildet, welche allmählich schmäler und tiefer wird und sehr schnell gegen die Außenseite vorschreitet. Wir sehen jetzt ein vierzelliges Stadium erreicht (Fig. 22 und 24 *b*). Die Furchungshöhle ist deutlich als schmaler Raum begrenzt. Im Gegensatz zu diesen ersten beiden meridional verlaufenden Furchen ist die dritte eine äquatoreale; es geht dies aus Fig. 23 hervor. Die vierte Blastomere liegt mehrere Schnitte entfernt, ist also hinter der Ebene des Papiers liegend zu denken. Die links liegende Blastomere hat sich bereits getheilt; die beiden andern zeigen Spindeln. Weiter verläuft der Furchungsprocess ziemlich regelmäßig und in der bekannten Weise (Fig. 24 *c*, *d*). Eine detaillirte Darstellung der späteren Furchungen wird daher überflüssig sein. — In einer kürzlich erschienenen Arbeit beschreibt Appellöf (2) bei *Urticina* »eine centrale Dottersubstanz, aufzufassen als eine Art Furchungshöhle, durch die festeren Bestandtheile des Eies begrenzt und durch Auseinanderweichen des letztgenannten im Centrum gebildet. Diese Furchungshöhle ist aber niemals leer gewesen, sondern schon von Anfang an mit der centralen Eisubstanz, welche während der Furchung ihren Platz nicht geändert hat, ausgefüllt«. Von einem solchen »Pseudoblastocöl«, das an die centrale Dottermasse der superficiell sich furchenden meroblastischen Eier mancher Crustaceen erinnert, ist bei *Gonothyraea* nichts vorhanden. Vielmehr ist die Furchungshöhle durch die Membran der einzelnen Blastomeren wohl begrenzt.

b. Beobachtungen über unregelmäßig verlaufende Furchungen.

Brauer beschreibt in seiner Arbeit über »*Tubularia mesembryanthemum*« einen Modus der Furchung, bei dem sich zuerst die Kerne vermehren, dagegen die Zelltheilung Anfangs unterbleibt. Auch bei *Gonothyraea* habe ich etwas Ähnliches beobachten können. In Fig. 25 sehen wir den Furchungskern in vier Theile zerfallen, ohne

dass das Ei sonst eine Abfurchung zeigt. Ein weiteres Stadium sehen wir dann in Fig. 26; hier finden wir die vier Kerne im Ei noch nahe bei einander liegend, die Furchung des Dotters aber hat an drei Stellen begonnen; auch hier lässt sich der scharfe dreieckige Ausschnitt am Ende der Furche deutlich nachweisen. Eine gleiche Art der Furchung beobachtete Wilson (35) bei *Renilla*. Hier trat zuerst eine Vermehrung der Kerne ein, und dann begann gleichzeitig auf der ganzen Peripherie des Eies die Abfurchung des Dotters; es bildeten sich so viel Zellen als Kerne im Ei vorhanden waren.

Während ich in Fig. 27 ein regelmäßiges Stadium von acht Zellen mit einer wohl ausgeprägten Furchungshöhle abgebildet habe, zeigt Fig. 28 ein solches mit einer nur schwach entwickelten Höhle. Es leitet dies Bild über zur Fig. 29, die uns ein aus ca. 24 Zellen bestehendes Ei zeigt. Von einer Furchungshöhle ist aber keine Spur vorhanden, im Gegentheil sehen wir das Innere mit Blastodermzellen, späteren Entodermzellen erfüllt. Eine scharfe Trennung dieser Stadien von denen der normalen Furchung ist wohl kaum gerechtfertigt, da man alle Übergänge von den einen zu den anderen wird auffinden können. Wenn man die mannigfachen die Furchung störenden Umstände berücksichtigt, hauptsächlich die wechselnde Zahl der Eier in der Meduse, so können auch die Verschiedenheit der Form und Größe der Zellen, die wechselnde Gestaltung der Furchungshöhle nicht mehr auffallend erscheinen.

c. Entodermbildung.

So wie der Furchungsprocess zeigt auch die Entodermbildung Mannigfaltigkeiten. Bei dem zuletzt erwähnten Furchungsvorgang sind Furchung und Entodermbildung nicht mehr als zwei getrennte auf einander folgende Vorgänge scharf aus einander zu halten. Will man jede Zelle, die nicht mehr bis zur Oberfläche reicht, schon als Entodermzelle betrachten, so tritt hier die Entodermbildung sehr früh ein. Denn schon auf dem Stadium von 24 Zellen (Fig. 29) finden sich eine Anzahl Elemente im Inneren gelegen, deren Derivate ausschließlich zu Entodermzellen werden.

Andererseits treten aber bei normalen Verhältnissen in der Regel die ersten Zellen viel später ins Innere, bei Stadien von ca. 64 oder noch mehr Zellen. Die Entodermbildung verläuft nach der Terminologie Metschnikoff's (28) multipolar. Die Kerne der meisten Zellen geben ihr Ruhestadium auf und bereiten sich zu neuer Theilung vor. Man trifft jetzt neben tangential gestellten Spindeln auch solche, die

radial oder schief gestellt sind, und ferner sind andere Zellen vorhanden, welche einen ruhenden Kern haben, und deren innerer in die Furchungshöhle gewandter Theil stark angeschwollen ist, so dass er über die benachbarten Zellen hinausragt. Auf etwas älteren Stadien theilen sich dann die Zellen; bei den mit radiären Spindeln tritt die eine Hälfte in die Furchungshöhle, die Zellen, die eben noch mit zugespitzter Basis bis zur Peripherie reichten, haben diese Verbindung aufgegeben und sind als ganze Zellen ins Innere gewandert, die mit schief und tangential gestellter Spindel endlich ersetzen die nach innen gewanderten Zellen und tragen zur Vergrößerung der Blastula bei. Die ins Innere eingewanderten Zellen sind die ersten Entodermelemente.

Der beschriebene Vorgang erfolgt gleichzeitig auf allen Seiten des Eies. Eine polare Differenzirung des Keimes ließ sich nicht feststellen und im Großen und Ganzen besitzen die Zellen an allen Stellen dieselbe Größe. In Folge fortgesetzter Einwanderung von Zellen und nachfolgender Theilung der Entodermelemente wird die Furchungshöhle allmählich ganz ausgefüllt.

Im Folgenden gebe ich mehrere Figuren, die sich auf die Entodermentwicklung beziehen. Sämmtliche Bilder stellen Durchschnitte durch den mittleren Theil des Eies dar, wodurch der Irrthum ausgeschlossen ist, dass die fraglichen Entodermzellen nur die inneren Enden von anderen oberflächlich liegenden Blastodermzellen sind. Das früheste Stadium habe ich in Fig. 30 abgebildet. Eine Zelle hat sich abgeschnürt und liegt im Innern, während andere Kerne sich zur Spindelbildung anschicken. In der Blastula der Fig. 31 sehen wir schon mehrere Zellen im Innern liegen, auch treffen wir mehrere radiale und schief gestellte Spindeln an. Andere Schief- und Quertheilungen habe ich in den Fig. 32 *b*, *c*, *e* abgebildet, um die verschiedenen Modi der Entodermzellbildung zur Anschauung zu bringen. Zellen, die in Einwanderung begriffen sind, worauf die starke Vorwölbung derselben in die Furchungshöhle und die schmale Basis hindeuten, zeigen die Fig. 32 *a*, *c*, *e*. Fortgeschrittenere Stadien der Entodermbildung sieht man in Fig. 33 und 34. Meine Beobachtungen dürften hiermit den zweifellosen Nachweis geliefert haben, dass die Entodermbildung auch bei *Gonothyraea* multipolar verläuft.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Entstehung des inneren Keimblattes habe ich eine große, nur mit schmaler Basis der Oberfläche anhaftende Blastodermzelle gefunden, deren Kern sich im Stadium der Theilung befand, und zwar handelte es sich um eine soge-

nannte »tripolare Spindel« (Fig. 35). Sie hatte drei Centrosomen, jedes dieser Körperchen steht mittels Spindelfasern mit den chromatischen Elementen in Verbindung, so dass drei Tochterkerne entstehen können. Zu erklären ist die Spindel wahrscheinlich durch eine abnorme Viertheilung der Centrosomen, vielleicht in der Weise, dass sich nur eins der beiden eben entstandenen Tochtercentrosomen von Neuem theilt und neben dem anderen ungetheilten Centrosom einen Einfluss auf das Plasma und Chromatin des Kernes ausübt. So weit ich die Litteratur über derartige Spindeln kenne, waren sie schon längere Zeit in der Pathologie bekannt und Arnold (3) hat sie in den sich rasch vermehrenden Zellen von Geschwülsten beobachtet. Strasburger (31), der dieselbe Spindel, wie ich in dem Wandbelag des Embryosacks von *Reseda odorata* fand, schreibt hierüber Folgendes: »Es war überhaupt das erste Mal, dass mir derartige Bildungen begegneten, ich hätte deren Existenz kaum für möglich gehalten. Der gewöhnlichen, doch mehr oder weniger im Äquator gebrochenen Kernspindel war in mittlerer Länge eine dritte Spindelhälfte angesetzt und die drei Spitzen nun so gerichtet, dass sie mit drei Strahlen des umgebenden Plasmas zusammenfielen, somit gegen die benachbarten Zellkerne gerichtet waren. Die Kernplattenelemente erschienen in der Mitte solcher Figuren angesammelt, doch ohne bestimmte Ordnung. Es schien hier somit die Möglichkeit einer gleichzeitigen Dreitheilung des Zellkernes gegeben. Solche Kernspindeln sind mir auch noch im Embryosack von *Ornithogalum* und *Leucoium* und zwar in sehr regelmäßiger Ausbildung begegnet.«

4. Die weitere Entwicklung des Embryos.

Durch die im vorigen Kapitel geschilderte Entodermbildung wird füglich ein solider mehrschichtiger Keim geschaffen. Dieses Stadium (Fig. 36) wurde früher irrthümlich als Morula bezeichnet, es stellt aber nicht, wie diese Bezeichnung andeutet, das Ende der Furchung sondern der Keimblätterbildung dar. Da noch keine Stützlamelle vorhanden ist, hebt sich das äußere Keimblatt vom innern nur wenig ab. Die Beschaffenheit der Zellen ist zunächst noch in beiden Blättern die gleiche. In der Mitte jeder Zelle liegt der Kern; er wird von einer Menge großer und kleiner Dotterkügelchen umgeben.

Während bis zu diesem Stadium die Zellvermehrung sowohl im Inneren wie auch an der Oberfläche des Embryos in gleich reger Weise vor sich geht, werden jetzt Spindeln und andere Kerntheilungs-

figuren im Inneren seltener, aber es unterbleibt die Bildung neuer Zellen entsprechend der Größenzunahme des Embryos nicht ganz.

Im äußeren Blatt hingegen findet noch eine regere Kernvermehrung statt. Bereits gegen Ende der Entodermbildung stellt sich uns das Ektoderm nicht mehr als durchweg einschichtig dar, sondern wir finden Zellen, die zwar noch zwischen den epithelialen Zellen liegen, die selbst aber die Oberfläche nicht mehr erreichen und auf den inneren Theil der Epithelschicht beschränkt sind (interstitielle Zellen). Fig. 37 zeigt eine Spindel an der Peripherie einer Ektodermzelle, so dass demnach nicht nur die interstitiellen Zellen, sondern auch die gewöhnlichen Ektodermzellen zur Zelltheilung befähigt sind. Jetzt wird auch die Stützlamelle deutlicher sichtbar, und eine scharfe Abgrenzung beider Keimblätter ist erfolgt. Die meisten Ektodermzellen haben gleichzeitig cylindrische Form angenommen und schließen sich eng an einander an (Fig. 38). Ihre Kerne sind gegenüber den Entodermkernen in Folge der zahlreichen Theilungen etwas kleiner geworden und liegen peripher. — Die interstitiellen Zellen führen auf ihren ersten Embryonalstadien noch reichlich Dotterschollen, bald aber werden diese verbraucht, und die Zellen zeigen sich erfüllt mit homogenem Plasma. Ihre Form ist pyramidenförmig oder unregelmäßig polyedrisch; sie liegen ohne bestimmte Ordnung in der Tiefe des Blattes.

Auf dem folgenden Stadium ist der Embryo aus der kugelförmigen in eine mehr ovale Gestalt übergegangen. Wir können einen spitzeren Pol unterscheiden, der der späteren Anheftungsstelle gegenüberliegt und einen stumpferen, ausgezeichnet durch ein hohes Cylinderepithel; es ist der Pol, mit dem sich später die Larve festsetzt. Die Größe der Planula variirte zwischen folgenden Grenzen: 0,18—0,27 mm. Nachdem eine deutliche Sonderung der beiden Keimblätter erfolgt ist, specialisiren sich die Zellen im äußeren und inneren Blatt immer auffallender und reicher. Die schmalen, cylindrischen mit einem runden, oder auch länglichen Kern versehenen Ektodermzellen resorbiren ihren Dotter zum größten Theil; und zwar geht diese Resorption nicht gleichmäßig in allen Zellen vor sich, vielmehr schreitet der stumpfere Pol in der Entwicklung weit voraus. Hier ist keine Spur von Dotterschollen oder Dotterresten mehr vorhanden, während man immer reichlichere Dottermengen antrifft, je mehr man sich dem anderen, spitzeren Pole nähert (Fig. 39). Jede dieser langgestreckten Ektodermzellen trägt auf ihrer etwas bogenförmigen

Endfläche eine lange Geißel. — Von Drüsenzellen kann ich zwei verschiedene Formen erwähnen: Erstens becherförmige, zweitens eigenartig langgestreckte, bald sehr schmale, bald an der Peripherie etwas verbreiterte Elemente.

Die becherförmigen Drüsen sind gleichmäßig über die ganze Planula verbreitet (Fig. 39). Sie zeigen im Inneren ein Netzwerk von feinkörnigem Protoplasma und eine glasartig durchscheinende Substanz. Sie liefern den Schleim, der bei der freischwimmenden Form die Oberfläche überzieht. Sie erschweren eine Konservirung der Planula bedeutend, da in Folge des zähen klebrigen Schleimes die Thiere überall anhaften und in Folge dessen leicht zerrissen werden. Auf Schnitten erscheinen die Schleimdrüsen als hellere Räume zwischen den dunkleren, stäbchenartigen Geißelzellen.

Die zweite Art der ektodermalen Drüsenzellen zeigt eine langgestreckte, schmale, mit breiter Basis die Oberfläche erreichende Form (Fig. 39). Sie sind mit einem körnigen Sekret erfüllt und finden sich nur an dem vorderen, stumpferen Pole. Sie stehen in Beziehung zur Festheftung der Larve. Derartige Drüsenzellen wurden schon von HAMANN (17) und CLAUS (14), neuerdings von BRAUER (11) beobachtet. GOETTE (16) beschreibt derartige Zellen bei »*Comatula mediterranea*« in folgender Weise: »Zu einer gewissen Zeit treten in der sonst noch unveränderten Oberhaut zwischen ihren Cylinderzellen keulenförmige, tief gelb gefärbte, kernhaltige Zellen auf, deren dickeres Ende nach außen gekehrt ist und nicht nur die Oberfläche erreicht, sondern bisweilen aus ihr hervortritt. Ich enthalte mich jeder Vermuthung über die Bedeutung dieser Zellen.« SEELIGER (30), der diese Zellen ebenfalls bei Crinoideenlarven gefunden hat, sagt: »Namentlich nach Konservirung in Alkohol und bei Hämatoxylinfärbung treten diese Gebilde intensiv hervor und man kann sich dann leicht überzeugen, dass es nicht die ganze Ektodermzelle ist, welche sich durch besondere Färbbarkeit auszeichnet, sondern dass es sich um sehr verschieden geformte Einschlüsse in den Zellen handelt. Sie liegen in verschiedener Höhe, bald dem Kern nahe im inneren Zellende, bald ganz an der Außenseite und erscheinen zum Theil bereits aus der Zelle ausgetreten. Ihre Größe ist verschieden, manchmal sind sie so ansehnlich, dass sie den größeren Theil des Zellleibes erfüllen. Ich betrachte diese Einschlüsse als Produkte der Zellen, in welchen sie liegen, und diese als Drüsenzellen der Haut, ohne allerdings die Bedeutung und den Nutzen des Sekretes angeben zu können.«

Die interstitiellen Zellen des Ektoderm werden theils zu Nesselzellen, die die Nesselkapseln erzeugen und sich zwischen den Epithelzellen emporschieben, theils behalten sie ihr ursprüngliches Aussehen noch bei oder werden zu Ganglien- oder Eizellen. Was die Nesselkapseln anbetrifft, so habe ich beobachtet, dass diese im Allgemeinen nur in beschränkter Zahl im Ektoderm auftreten (Fig. 39, 40*c*). Einige Präparate aber waren so zu sagen übersät mit ihnen und nicht nur im Ektoderm, sondern auch im Entoderm waren sie reichlich zu finden (Fig. 41). Interstitielle Zellen können bei Cölenteraten zu jeder Zeit und in jeder Entwicklungsstufe des Thieres Nesselkapseln entwickeln, darüber herrscht kein Zweifel, dass aber im jungen Embryo jede Zelle, sowohl die dotterreichen Ekto- wie Entodermzellen gleicherweise Nesselkapseln erzeugen können, zeigt Fig. 41. Die Zellelemente sind eben auf diesen frühen Stadien noch völlig indifferenter Natur, und es bedarf nur eines uns unbekannten Movens, um Nesselkapseln in überreichem Maße hervorzubringen.

Im Entoderm beginnt gleicherweise wie im Ektoderm die Resorption des Dotters am vorderen Pol und hier sind die Zellen bereits dotterfrei, während sie nach unten zu noch prall mit Dotter erfüllt sind. Die Anordnung zu einem einschichtigen Epithel beginnt somit am vorderen Pol. Hier sehen wir bereits auf weite Strecken ein typisches Epithel vor uns, während am hinteren Pol die Zellen noch regellos in einander gekeilt sind und eine solide Masse bilden. Was die erste Entstehung der Gastralhöhle betrifft, so glaubte ich Anfangs, veranlasst durch Kernreste, die ich im Inneren des Embryos fand, sie ginge durch Verflüssigung der im Inneren gelegenen Entodermzellen vor sich, wie dies auch Brauer (11) für *Tubularia* angiebt. Da ich aber auch noch auf diesem Stadium Kerntheilungen beobachtet habe, und die Kerne dichter angehäuft und eingekeilt in den peripheren Theilen des Embryos lagen, nehme ich an, dass die Bildung der Gastralhöhle hauptsächlich durch Auseinanderweichen und durch Lageverschiebung der central gelegenen Zellen zwischen die peripher gelegenen stattfindet. Erst in zweiter Linie kommt die Auflösung kleinerer central gelegener Entodermelemente in Betracht. Die Gastralhöhle ist mit einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, die zum Theil aus den Umwandlungsprodukten des Zellplasmas herrührt, erfüllt.

Die Entodermzellen des vorderen Pols erscheinen bedeutend breiter und heller als die Ektodermzellen. Sie sitzen der Stützlamelle mit breiter Basis auf und springen an ihrem freien, inneren Ende in die Gastralhöhle vor. Sie sind mit hellem Plasma erfüllt und zeigen

gewöhnlich einen wandständigen Kern. Auch basale, interstitielle Zellen sind vorhanden; dass diese sich aber zu Nesselzellen umgestalten, habe ich nicht beobachtet, vielmehr sah ich das Entoderm der Planula, abgesehen von dem schon beschriebenen abnormen Entwicklungsvorgang in Fig. 41 stets frei von diesen Bildungen. Das Entoderm des hinteren Poles zeigt auf diesem Stadium, wie erwähnt, noch sein embryonales dotterreiches Aussehen.

Die zum Ausschlüpfen reife Planula bewegt sich bereits in der Meduse, indem sie sich langsam um ihre Längsachse dreht. Dann gleitet sie plötzlich durch den geöffneten Glockenmund der Meduse hinaus, wobei sie eine verlängerte Gestalt annimmt. Durchschnittlich hat sie jetzt eine Länge von 0,25—0,3 mm. Mittels Schwingungen ihrer Geißeln schwimmt sie, den stumpferen Pol nach vorn gerichtet, in gleichmäßiger Weise durch das Wasser, dabei dreht sie sich beständig um ihre Achse; bald liegt sie horizontal, bald steht sie senkrecht aufgerichtet, wobei auch die Form des Körpers veränderlich ist, bald eiförmig, bald mehr verlängert, bald verkürzt und birnförmig; ihre Farbe ist weiß und unter dem Mikroskop ziemlich undurchsichtig (Fig. 42).

Einen Längsschnitt durch eine Planula, die sich eine Zeit lang freischwimmend bewegt hat, gebe ich in Fig. 43. Die Differenzirung ist weiter fortgeschritten, aber der hintere Pol zeichnet sich noch immer durch die reiche Dottermenge in beiden Keimblättern aus. Im Ektoderm habe ich neben den schon erwähnten histologischen Elementen nunmehr auch solche nervöser Art auffinden können. Besonders an dem beim Schwimmen nach vorn gerichteten Pol habe ich vereinzelt Ganglienzellen und Sinneszellen bemerkt (Fig. 43 *a*).

Die Sinneszellen sind äußerst fein, fast fadenförmig. Ihre Kerne liegen meist dem einen Zellende näher. Da in ihrer Umgebung sich das Protoplasma immer stärker ansammelt, zeigt die Sinneszelle im unteren Theile eine spindelförmige Verdickung und sendet einen langen Fortsatz an die Peripherie aus. Das innere Ende ist ebenfalls fadenförmig und lässt sich mit einer Biegung eine Strecke weit die Stützlamelle entlang verfolgen. Eine direkte Verbindung mit Ganglienzellen nachzuweisen, gelang mir nicht. Über die Oberfläche hinaus glaubte ich einige Male ein Tasthaar ragen zu sehen. In der vorliegenden Figur war ein solches nicht mehr nachzuweisen, vielleicht war es in Folge der Konservirung, da es sich um ein äußerst zartes Gebilde handelt, verloren gegangen. Das Protoplasma der Sinneszelle ist leicht färbbar. Der Kern ist im Allgemeinen etwas

kleiner als der der gewöhnlichen Ektodermzellen. Die Ganglienzellen liegen entsprechend ihrer Entstehung aus interstitiellen Zellen in der Tiefe des Ektoderms. Der Körper liegt der Stützlamelle auf und schiebt mehrere Fortsätze die Stützlamelle entlang. Da ich diese Elemente nur auf Schnitten beobachtet habe, konnte ich die Protoplasmafortsätze nicht in ihrer ganzen Länge verfolgen, auch war es mir unmöglich festzustellen, ob es sich um tri- oder multipolare Zellen handelte. Das Protoplasma zeigt sich stark färbbar, oft glaubte ich feine Körnchen in ihm wahrzunehmen; es birgt einen kugeligen Kern und ein auffallend großes Kernkörperchen. Die Zelle gewinnt hierdurch gewisse Ähnlichkeit mit den Keimbläschen junger Eier, eine Übereinstimmung, die sich im ganzen Thierreich wiederholt und schon öfters beobachtet worden ist.

Die Zellen des Entoderms der freischwimmenden Larve zeigen sich als hohe säulenförmige Elemente. Sie sind mit hellem Plasma erfüllt und zeigen einen Kern, der den der Ektodermzellen etwas an Größe übertrifft. Während die Zellen des oberen Poles beinahe dotterfrei sind, finden wir, je mehr wir uns dem unteren Pol nähern, um so größere Dottermengen noch in den Zellen vor. Interstitielle Zellen finden sich ebenfalls im ganzen Entoderm, jedoch keine Nessel- oder Drüsenzellen.

Nach einer länger oder kürzer währenden freischwimmenden Lebensweise (6—12 Stunden) setzt sich die Planula an einem Fremdkörper, einem Tangblatt oder Grashalm etc. fest. Lovén (26) beschrieb zuerst eine besondere Art der Festheftung bei *Campanularia geniculata*, einer Hydrozoe, die mit *Gonothyraea loveni* identisch zu sein scheint. Später ist dieselbe Art der Metamorphose der Planula zum Polypen bei *Clytia flavidula* von Metschnikoff (28) beschrieben worden. Die noch mit thätigen Geißelhaaren versehene Larve befestigt sich mit ihrem vorderen Körperpole vermittels der schon beschriebenen Drüsenzellen. Der vordere Larventheil flacht sich dabei zu einer fast kreisähnlichen Festheftungsscheibe ab. Bald folgt der freie ursprünglich hintere Larvenabschnitt nach und in kurzer Zeit ist von der langgestreckten Planula nur noch eine flache Scheibe, in deren Mitte sich eine buckelförmige Erhebung befindet, übrig (Fig. 44). Das Centrum der oberen Fläche zeichnet sich durch stärkere Undurchsichtigkeit gegenüber der Randzone aus. Wenige Stunden später erhebt sich im Centrum der Scheibe ein zapfenförmiger Fortsatz (Fig. 46, 47), der uns die Anlage des ersten Stammhydranthen mit seinem Stiel darstellt. Inzwischen differenzirt sich auch die scheiben-

förmige Anlage der Hydrorhiza derart, dass sie eine mehrlappige runde Platte darstellt (Fig. 49). Die Anzahl der Lappen ist nicht konstant, es können vier bis sechs sein, gewöhnlich aber sind es deren fünf. Hat der Hydrocaulus eine Länge von ca. 5—6 mm erreicht, so hat sich an seiner Spitze bereits das erste Hydranthenköpfchen mit Proboscis und Tentakeln entwickelt (Fig. 52).

a. Periderm.

Unmittelbar nach der Festheftung der Larve sondert sich eine Anfangs nur zarte, bald aber dicker werdende Cuticularschicht als Periderm ab. Die feineren Strukturverhältnisse des Periderms werden am besten aus dünnen Querschnitten ersichtlich. Sie zeigen uns, dass das Periderm aus einer zarten, strukturlosen Substanz besteht, die frei von Fremdkörpern ist. Seine Farbe ist gelblich weiß. Die Dicke betrug gleichförmig am Stiel 1—2 μ, nur an der Basis der Fußscheibe war es etwas dicker und fand ich hier eine Stärke bis zu 4 μ vor. Die Art der Festheftung des Periderms an die Unterlage ist eine rein mechanische; sie wächst gewissermaßen in jede Unebenheit und Falte dieser ein und bildet mit ihr ein einheitliches Ganze.

b. Ektoderm.

Während die Festheftung und Neubildung der Larve sich in der oben beschriebenen Art und Weise vollziehen, treten im Ektoderm wesentliche histologische Umänderungen auf. Sie betreffen in erster Linie den ursprünglich vorderen Pol der Larve, an welchem die Festheftung erfolgt war. Es erklärt sich naturgemäß aus den veränderten Lebensbedingungen dieser Region, dass eine weitgehende Rückbildung verschiedener histologischer Elemente eintreten muss: Erstens sind die Geißelhaare, die mit Festheftung der Planula überflüssig geworden waren, verschwunden, dessgleichen sind die beiden Arten der erwähnten ektodermalen Drüsenzellen nirgends mehr aufzufinden. Sie haben ihre Funktion erfüllt und werden rückgebildet. Nesselzellen fand ich an der Fußscheibe nur in beschränkter Zahl. Auch die nervösen Elemente, wie Sinneszellen und Ganglienzellen, die ich an der freischwimmenden Planula beschrieben habe, fand ich an dem scheibenförmigen Stadium der Fig. 47 nicht mehr vor. Das ursprüngliche hohe Sinnesepithel hat sich an diesem Pol weitgehend differenzirt. Wir finden jetzt schmale, spindelförmig gestaltete Zellen; diese haben sich derart gegen einander verschoben, dass eine mehrschichtige

Ektodermschicht vorgetäuscht wird, in Wirklichkeit aber liegt auch hier ein im Wesentlichen einschichtiges Ektoderm vor, da die Mehrzahl der Zellen durch die ganze Schicht hindurchreicht.

Im oberen freien Theil der festgesetzten Larve finden sich im Wesentlichen die gleichen histologischen Elemente wie in der Planula. Nur darin dokumentirt sich die histologische Weiterentwicklung, dass die embryonalen Dotterkörper, die allerdings sich auf dem freischwimmenden Stadium auch nicht mehr reichlich nachweisen ließen, jetzt von den Ektodermzellen vollkommen resorbirt sind. Ein besonderes Interesse beansprucht die centrale, buckelförmige Erhebung der freien Scheibenfläche, die, wie Eingangs dieses Abschnittes dargethan wurde, den ersten Hydranthen durch Sprossung aus sich hervorgehen lässt und daher als Wachsthumszone zu gelten hat. Diese Region ist in besonders reger Kern- und Zellvermehrung begriffen. In Folge dieser intensiven Proliferation zeigt sich eben der Dotter, der noch in der letzten Periode vorhanden war, bald verbraucht. Das Plasma dieser schmalen, spindelförmigen Zellen ist von feinkörniger Beschaffenheit und starker Färbbarkeit, wie es in Zellelementen zu erwarten ist, die noch ihren indifferenten embryonalen Charakter besitzen. Nachdem ich im Obigen die Histogenese des scheibenförmigen Embryos gewürdigt habe, bleibt mir noch übrig auf eine neue Zellbildung hinzuweisen, nämlich auf die wandernden Urgeschlechtszellen, die uns auf diesem Stadium zum ersten Male entgegentreten (Fig. 46, 47, 48, 51). Sie verrathen deutlich ihre Entstehung aus interstitiellen Zellen, zeichnen sich aber schon durch einen großen, stark färbbaren Kern und ihre amöbenartige Form aus. Interessanterweise konnte ich schon auf diesen frühen Stadien einige Male ein Durchwandern der Urgeschlechtszellen aus dem Ektoderm ins Entoderm beobachten; einige Zellen lagen bereits völlig im Entoderm (Fig. 48 *b*).

Einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung des äußeren Blattes zeigen die Fig. 49 und 51. Während hier die histologischen Verhältnisse der Fußscheibe und der unteren Hälfte des Sprosses keine Besonderheiten zeigen, und somit eine detaillirte Besprechung nur zu Wiederholungen führen würde, müssen wir die obere Hälfte des Sprosses, die Wachsthumszone, besonders behandeln. Sämmtliche Zellen dieser Zone zeichnen sich durch reichen Plasmagehalt aus, es giebt sich dies durch eine intensive Färbbarkeit der Zellen zu erkennen. Am oberen Ende (Fig. 51 *a*) finden wir schmale spindelförmige Zellen, die in lebhafter Theilung begriffen sind. Verschiedene Kerntheilungsstadien habe ich abgebildet. Die Spindeln zeigen keine

bestimmte Richtung, sondern können sich beliebig einstellen. Die Kerne zeichnen sich in Folge fortgesetzter Theilungen durch große Kleinheit aus. Auch Nesselzellen fand ich hier vor. Überhaupt macht das obere Ende des Sprosses einen ähnlichen Eindruck wie die frei fortwachsenden Knospungsregionen der älteren Polypenstöcke. Noch auffallender vielleicht ist die Übereinstimmung mit den in Regeneration eines Hydranthen begriffenen Stielen der Hydroiden.

Sobald der obere Sprosstheil die Gestalt eines Polypen erlangt hat, ist die Differenzirung der auf dem zuletzt beschriebenen Stadium noch indifferenten Ektodermzellen vollendet. Im ganzen Bereich des Magenraumes, der Proboscis, und der Tentakel finden wir dasselbe flache Deckepithel mit spärlich eingelagerten interstitiellen Zellen. Verschiedentlich fand ich interstitiell gelegene Zellen, die durch lange der Stützlamelle aufliegende Fortsätze ausgezeichnet waren; ihr Kern war kleiner als der der indifferenten interstitiellen Zellen (Fig. 53); ich sehe diese Elemente als Ganglienzellen an, da ich sie nur auf Schnitten gesehen habe, kann ich über die Zahl der Fortsätze keine genauen Angaben machen; denn immerhin können außer den beiden der Stützlamelle aufliegenden Fortsätzen noch weitere, die sich nach einer anderen Richtung hin erstrecken, vorhanden sein. Am Hypostom vermochte ich keine Nesselkapseln nachzuweisen. Nur an den oberen zwei Drittel der Tentakel fand ich solche in großer Zahl (Fig. 53). — Im Stiel bleiben auch jetzt noch zwei Partien zu unterscheiden: Eine untere, die ihren definitiven epithelialen Charakter erlangt hat und die sich so darstellt, wie wir stets das Cönosark an alten ausgebildeten Stellen des Stockes zu finden pflegen, und eine obere Partie, die noch ihren embryonalen Charakter bewahrt hat; von hier geht denn auch das weitere Wachsthum und die Knospung des ersten Seitenhydranthen aus.

c. Entoderm.

Im Entoderm sehen wir im Gegensatz zum Ektoderm im Wesentlichen eine größere Einförmigkeit der zelligen Elemente. Unmittelbar nach der Festheftung (Fig. 47) sehen wir an der Fußscheibe ein mäßig hohes, einschichtiges Epithel von kubischer Gestalt mit eingelagerten interstitiellen Zellen. Einige Dotterelemente lassen sich auch hier noch nachweisen; jedoch sind sie im Vergleich mit dem Stadium der freischwimmenden Larve spärlicher geworden. Im oberen Theil, nach der Wachsthumszone zu, wird das Entoderm allmählich höher, die Zellen werden dotterreicher, um im Centrum

dieser Zone, sowie auf embryonalen Stadien, durch großen Dotterreichthum aufzufallen. Bemerkenswerth ist der Gegensatz zum Ektoderm, wo in dieser Region der gesammte Dotter bereits verbraucht ist. In eben dieser Zone sind noch die zahlreichen, mit erheblichen Mengen feinkörnigen Plasmas erfüllten interstitiellen Zellen zu beachten.

Auf den folgenden Entwicklungsstadien zeigt das Entoderm der Fußscheibe, abgesehen davon, dass der Dotter allmählich völlig resorbirt wird, keine Verschiedenheiten von dem eben beschriebenen Stadium mehr. In der Oberflächenansicht sehen wir polygonale Zellen, dazwischen liegen eingekeilt die mehr dreieckigen interstitiellen Zellen. Um den Kern findet sich eine Ansammlung feinkörnigen Plasmas, von dem aus sich feine Fäden nach allen Seiten der Zelle bis zur Zellmembran erstrecken. Im Spross sehen wir im unteren Theil dieselben kubischen Zellformen, wie auf dem vorigen Stadium; an der Spitze, der Wachsthumszone (Fig. 51 *a*), bleiben die hohen embryonalen Zellen bestehen, auch der Dotter ist immer noch nicht ganz verbraucht. Somit zeigt diese Region eine völlige Übereinstimmung mit der Wachsthumszone des vorigen Stadiums.

Ist der Hydranth entwickelt, so hat auch das Entoderm die definitive Differenzirung erfahren. Weitaus die meisten Entodermzellen im Gastralraum und der Proboscis stellen hohe Prismen dar; die Kerne liegen fast ausschließlich an den inneren, der Stützlamelle zugekehrten Zellenden. Erfüllt sind die Zellen mit homogenem Plasma. Zahlreiche interstitielle Zellen finden sich in diesen Regionen. In der Proboscis vermochte ich zweierlei Drüsenzellen nachzuweisen: Erstens schmale, mit einem körnigen Sekret erfüllte, die mit etwas verbreiterter Basis der Stützlamelle aufsaßen und zweitens Becherzellen, welche gleichwie bei anderen Hydroiden eine Art Schleim abzusondern haben, dessen physiologische Bedeutung vielleicht dem Speichel ähnlich sein dürfte. Ich habe sie in meiner Fig. 53 und 54 direkt als Speichelzellen bezeichnet. Es erscheint mir nicht unwichtig, an dieser Stelle auf den bemerkenswerthen Unterschied der beiden primären Keimblätter hinzuweisen, der zwischen diesem Stadium und dem jüngeren der freischwimmenden Planula besteht. Auf beiden Stadien finden sich drüsige Zellen. Während aber bei der Planula die sekretorischen Elemente im Ektoderm liegen, und besonders bei der Festheftung in Thätigkeit treten, finden wir auf dem eben beschriebenen Stadium des ersten Stammpolypen in diesem Blatt keine Spur drüsig differenzirter Zellen mehr, dafür sahen wir aber solche im Entoderm auftreten.

An der Proboscis fallen bereits auf diesen jungen Stadien Längswülste, gewöhnlich in der Vierzahl angelegt, auf. Es sind dies jedoch keine echten Falten mit Betheiligung der Stützlamelle, sondern regelmäßig verlängerte und verkürzte Zellen bringen diese Längswülste hervor. Das Entoderm der Tentakel besteht aus einer Reihe großer, blasiger Achsenzellen. Um den Kern findet sich eine Ansammlung des feinkörnigen Plasmas, während der übrige Zellkörper von einzelnen verzweigten Plasmafäden durchsetzt wird, die bis zur Zellmembran reichen. Im Wesentlichen zeigt also schon dieser jugendliche Stammpolyp alle histologischen Eigenthümlichkeiten voll entwickelt, die wir bei alten Stöcken anzutreffen pflegen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die wandernden Urgeschlechtszellen lassen sich bei *Gonothyraea* bereits sehr früh, bald nach der Festsetzung der Planula nachweisen. Sie entstehen aus den interstitiellen Zellen des Ektoderms, treten bald ins Entoderm des jungen Stieles und Hydranthen über und wandern später dem ektodermalen Glockenkern zu. In älteren Stöcken erfolgt dieser Process der Neubildung in den unterhalb eines Gonangiums gelegenen Stieltheilen und der Wanderung von Urgeschlechtszellen fortwährend.

Die Form und Lage des Eies im Gonophor ist recht verschieden; während seiner Entwicklung zeigt der Keim keine bestimmte Orientirung. Die Reifungserscheinungen gehen in der bekannten regelmäßigen Weise durch Ausstoßung zweier Richtungskörperchen vor sich. Die Befruchtung kann auf zweierlei Art erfolgen: erstens durch einfache Aneinanderlagerung des männlichen und weiblichen Vorkerns; zweitens durch Eindringen des kompakten männlichen Chromatinkörpers in den weiblichen Pronucleus. Die Furchung zeigt beträchtliche Mannigfaltigkeiten. Es lassen sich zwei Typen unterscheiden, die aber durch eine kontinuirliche Reihe von Zwischenformen mit einander verbunden sind und daher nur die extremen Endglieder einer Reihe darstellen. Auf ein zwei, vier, achtzelliges Stadium folgt in dem einen Fall als letztes Furchungsstadium das der vielzelligen Coeloblastula; die Entodermbildung geht dann durch multipolare Einwanderung der Blastodermzellen vor sich. Beim zweiten Typus sind schon auf einem ca. 24 zelligen Stadium Blastodermzellen im Inneren gelegen, daher ist hier Furchung und Entodermbildung nicht scharf aus einander zu halten.

Die Furchungshöhle wird daher stets früher oder später durch Entodermzellen verdrängt, und es bildet sich ein mehrschichtiger solider Keim, früher irrthümlich als Morula bezeichnet. Im Ektoderm und Entoderm finden sich stets interstitielle Zellen, die indifferenten Charakter haben. Die freischwimmende Planula setzt sich fest, wird zu einer flachen Scheibe und lässt aus ihrem Centrum den Hydrocaulus hervorsprossen. Ist dieser einige Millimeter hoch, so erfolgt an seiner Spitze die Anlage des ersten Hydranthen.

Rostock, im Juni 1901.

Litteratur.

1. G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871.
2. A. Appellöf, Studien über Aktinien-Entwicklung. Bergens Museum. Aarbog 1900. I.
3. Arnold Julius, Virchow's Archiv. Bd. LXXVIII. 1879.
4. Bankroft Frank, Ovogenesis in Distaplia occidentalis Ritter with remarks on other species. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Vol. XXXV. No. 4. Cambridge, Mass. U. S. A. 1899.
5. E. van Beneden, De la distinct. orig. du testic. et de l'ovaire etc. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tome XXXVII. 1874.
6. —— Recherches sur la Maturation de l'Oeuf, la Fécondation et la Division cellulaire. Gand et Leipzig 1883.
7. —— et Neyt, Nouvelles Recherches sur la Fécondation et la Division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Roy. Belg. Sér. IV. Tome XIV. 1887.
8. R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea loveni. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
9. Theod. Boveri, Zellenstudien. Heft 1—4. Jena 1887—1901.
10. A. Brauer. Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 2.
11. —— Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allm. Ebenda. Bd. LII. 4.
12. J. Ciamician, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Ebenda. Bd. XXX. 1878.
13. —— Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Ebenda. Bd. XXXII. 1879.
14. C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XXXVIII. 1877.
15. Th. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
16. A. Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Archiv für mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

17. O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. 1882.
18. O. u. R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Monogr. Leipzig 1878.
19. —— Die Actinien. Monogr. Jena 1879.
20. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
21. N. KLEINENBERG, Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Diese Zeitschr. Bd. XXXV.
22. —— Hydra. Eine anatom.-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
23. A. KOROTNEFF, Zur Kenntnis der Embryologie der Hydra. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
24. R. v. LENDENFELD, Über Cölenteraten der Südsee. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVIII. 1883.
25. THEOD. LIST, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. 1897.
26. S. LOVÉN, Beitrag zur Kenntnis der Gattungen Campanularia und Syncoryne. WIEGMANN's Archiv 1837, I.
27. H. MALFATTI, Beiträge zur Kenntnis der Nucleine. Zeitschr. Physiol. Chemie. Bd. XVI. Heft 1—2.
28. E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
29. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.
30. O. SEELIGER, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb. Bd. VI. 1893.
31. E. STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1880.
32. J. THALLWITZ, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.
33. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. d. Liebh. d. Naturw., Anthrop. u. Ethnogr. Moskau 1887.
34. A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
35. E. B. WILSON, The Development of Renilla. Philos. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen sind mit der Camera lucida entworfen.

Erklärung der in den Figuren vorkommenden Buchstaben:

ct, Cuticula;
drz, Drüsenzelle;
ect, Ektoderm;
ect,, Ektoderm der Subumbrella;
ect,,, Ektoderm des Spadix:
expl, Exoplasma;
ent, Entoderm;
entl, Entodermlamelle;
endpl, Endoplasma;
Glh, Glockenhöhle;
Glk, Glockenkern;
gz, Ganglienzellen;
iz, interstitielle Zellen;
k, Kern;

kfz, kolbenförmige Zellen;
kz, Keimzellen;
l, Furchungshöhle;
m, Muskelelemente;
N, Nucleolus;
nk, Nesselkapselzellen;
nz, Nährzellen;
pb, Proboscis;
ps, Perisark;
rg, Radiärgefäß;
rk, Ringkanal;
sbu, Subumbrella;
schz, Schleimzellen;
sp, Spadix;
spz, Speichelzellen;
st, Stützlamelle;
sz, Sinneszellen;
T, Tentakel.

Tafel XVI—XVIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein älteres weibliches Gonangium, oben in den Medusen Furchungsstadien, unten junge Eier. Vergr. 110.

Fig. 1*a*. Glockenmund der Meduse, Ringmuskulatur, Ring und Radiärgefäß. Vergr. Öl-Immers. 1/12.

Fig. 2*a*. Längsschnitt durch ein Stammglied unterhalb eines jungen weiblichen Gonangiums, auf der einen Seite dargestellt. Im Ekto- und Entoderm die primären Keimzellen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 2*b*. Dasselbe bei einem männlichen Stocke. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 3. Junge Gonophorenknospe. Zellen des Glockenkerns noch indifferent. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 4. Etwas ältere Knospe; Anlage der Subumbrella, Glockenhöhle. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 5. Weiter entwickeltes Gonophor im Längsschnitt, Tentakel nicht in der ganzen Länge getroffen. Vergr. 260.

Fig. 5*a*. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, um die Radiärgefäße zu zeigen. *I* weibliche, *II* Quadrant einer männlichen Meduse. Vergr. 260.

Fig. 6. Aufnahme von Nährzellen. Vergr. *a* 145, *b*, 195.

Fig. 7. Junges Ei. Keimbläschen mit Membran, Nucleolus in Theilung. Differenzirung des Deutoplasmas in Exo- und Endoplasma. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 8. Keimbläschen isolirt. verschiedene Entwicklungsstufen, Nucleolus getheilt. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 9. Rückbildung des Keimbläschens, Schrumpfung der Membran, Auftreten des Ovocentrums. HEIDENHAIN gefärbt. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 10. Richtungsspindel, zweite, Richtungskörperchen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 11. Beide Richtungskörperchen ausgestoßen, Chromatinrest im Ei. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 12. Eikern. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 13. Keimbläschen, Spermatozoen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 14. Eikern und Spermakern. Neben einander lagernd. Öl-Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 15. Spermakern im Eikern. Centrosoma mit Strahlung. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 16. Ei und Spermakern. Centrosoma beginnt sich zu theilen. HEIDENHAIN, Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 17. *a*, Centrosoma; *b*, Spermakern; *c*, Eikern; *d*, kombinirte Figur in natürlicher Lage. HEIDENHAIN, Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 18. Furchungsspindel. Öl-Immers. 1/12.

Fig. 19. Rekonstruktion des Furchungskernes aus mehreren Kernvacuolen. Vergr. ZEISS, Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 20. Dieselbe Art des Aufbaues aus ungleich mehr Bläschen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 21. Zweizelliges Furchungsstadium. Vergr. 260.

Fig. 22. Vierzelliges Furchungsstadium. Vergr. 260.

Fig. 23. Entwicklung des achtzelligen Stadiums. Vergr. 260.

Fig. 24 *a—d*, zwei-, vier-, acht-, zwanzigzelliges Stadium; *e*, Schnitt durch ein sechzehnzelliges Stadium. Vergr. 110.

Fig. 25. Viertheilung des Furchungskernes. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 26. Dasselbe mit beginnender Abfurchung des Dotters. Vergr. 260.

Fig. 27. Normales achtzelliges Stadium, Furchungshöhle. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 28. Dasselbe mit reducirter Furchungshöhle. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 29. 24zelliges Stadium ohne Furchungshöhle. Vergr. Öl-Imm. 1/12. Oc. 1.

Fig. 30. Entodermbildung. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 31. Entodermbildung. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 32 *a—e*. Entodermbildung. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 33. Entodermbildung. Vergr. 260.

Fig. 34. Entodermbildung. Vergr. 260.

Fig. 35. Blastodermzelle mit tripolarer Spindel. Vergr. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 36. Ende der Entodermbildung. Vergr. 260.

Fig. 37. Erstes Auftreten der Stützlamelle und Abgrenzung der interstitiellen Zellen. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 38. Weitere Differenzirung des äußeren Keimblattes. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 39. Planula innerhalb des Gonophors. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1

Fig. 40. *a*, Abschnitt des vorderen Poles (beim Schwimmen) der Planula. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1. *b*, Theil eines Querschnittes durch eine Planula; *c*, Nesselkapseln derselben. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 41. Planula mit zahlreichen Nesselkapseln im Ekto- und Entoderm Vergr. 260.

Fig. 42. Freischwimmende Planula, total. Vergr. 105.

Fig. 43. Schnitt durch dasselbe. Vergr. 260. *a*, *b*, Sinneszellen und Ganglienzellen. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 44. Eine Larve kurz nach dem Festsetzen, total. Vergr. 40.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine Larve im Moment des Festsetzens. Vergr. 260.

Fig. 46. Eine weiter entwickelte festgesetzte Larve. Mächtige Chitinbildung mit Lappung. Entwicklung des Hydrocaulus. Total. Vergr. 40.

Fig. 47. Querschnitt durch dieses Stadium. Vergr. 260.

Fig. 48. Theile desselben bei starker Vergrößerung. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 49. Bildung des Hydrocaulus, total. Vergr. 40.

Fig. 50. Querschnitt durch dieses Stadium. Vergr. Öl-Immers 1/12. Oc. 1.

Fig. 51. Dasselbe, Längsschnitt. Vergr. 110.

Fig. 51 *a*. Wachsthumszone dieses Stadiums. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 52. Anlage des ersten Hydranthen, total. Vergr. 40.

Fig. 53. Längsschnitt durch einen solchen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 54. Querschnitt durch die Proboscis. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 55. Form der Entodermzellen, Oberflächenschnitt. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden.

Von

Carl Tönniges.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XIX und XX und 3 Figuren im Text.

I. Die Bildung der Spermatogonien und Oogonien in den Genitalorganen von Lithobius forficatus, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Nährzellen.

Einleitung.

Die Samenzellen der Myriopoden gehören zu denjenigen Spermatozoenformen, welche sich, wie die der Nematoden, Crustaceen, Acarinen, durch eine abweichende Gestalt von den gewöhnlichen geschwänzten oder geißelzellenartigen Samenfäden auszeichnen. Zuweilen wie bei den Diplopoden ist diese Gestalt eine ganz besonders abweichende und eigenartige, während sich bei anderen Diplopoden und bei den Chilopoden fadenförmige Spermatozoen finden. Offenbar sind diese jedoch nicht ohne Weiteres mit den gewöhnlichen Samenzellen zu vergleichen, d. h. Kopf und Schwanz lassen sich nicht direkt nachweisen, ähnlich wie sich dies bei den ebenfalls fadenförmigen Spermatozoen der Ostracoden, Cirrhipedien und Isopoden verhält.

Auch die Spermatogenese, so weit sie überhaupt bekannt ist, scheint das Verständnis dieser Spermatozoen nicht wesentlich zu fördern und den Vergleich mit den typischen Samenfäden kaum zu erleichtern. Da wir nun in der Abtheilung der Myriopoden neben einander ganz abweichend geformte Spermatozoen (Diplopoden) und solche von Fadenform finden (Diplopoden und Chilopoden), so lag es nahe, aus der Entstehung der letzteren festzustellen, in wie weit diese mit derjenigen der typischen Spermatozoenformen übereinstimmt und in wie weit ein Vergleich mit den letzteren möglich ist.

Da die Kenntnis der Spermatogenese in den letzten Jahrzehnten große Fortschritte gemacht hat und die Methoden durch das Studium der Samenreifung sehr verbessert worden sind, durfte ich hoffen, die Frage nach der Entstehung der Spermatozoen bei den Myriopoden durch ein möglichst eingehendes Studium der verschiedenen Entwicklungsstadien des Hodens fördern zu können, obwohl die Erfahrungen, welche von anderen Autoren bezüglich der Spermatogenese der Crustaceen gemacht wurden, recht wenig ermuthigend sind und die Schwierigkeit der ganzen Frage nicht verkennen lassen. Diese Schwierigkeiten häufen sich ganz besonders beim Studium der Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon, wesshalb meine diesbezüglichen ausgedehnten Untersuchungen mich noch nicht zu einem völlig bestimmten Ergebnis führten, so dass ich diese Untersuchungen noch zurückhalten möchte; dagegen habe ich eine Anzahl von Beobachtungen gemacht, welche sich auf die frühen Stadien der Spermatogenese beziehen und meines Erachtens nicht ganz ohne Interesse sind. Da dieselben eine gewisse Abrundung gewannen, möchte ich sie zunächst und unabhängig von den späteren Stadien der Samenbildung hierdurch zur Mittheilung bringen.

Meine Untersuchungen wurden vom Frühjahr 1900 bis jetzt auf dem zoologischen Institut zu Marburg ausgeführt und sollen als Einleitung zu einer Reihe vergleichend-spermatologischer Untersuchungen über den Myriopodenhoden dienen. Aus diesem Grunde macht vorliegende kleine Abhandlung keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Während der ganzen Zeit war mir Herr Prof. Korschelt mit Rath und That bei meiner Untersuchung behilflich, wofür ich ihm auch hier meinen Dank aussprechen möchte.

Untersuchungsmethoden.

Die Hodenelemente wurden, so weit es möglich war, in physiologischer Kochsalzlösung zuerst frisch untersucht. Durch Zerzupfen der Keimdrüse gelingt es in den meisten Fällen, wenn sie nicht zu jung ist, ihre Zellen zu isoliren und durch geeignete Behandlung mit Reagentien ihre Form und Struktur deutlich zu machen. Durch Anwendung des altbewährten Mittels der Essigsäure kann man bei schwachem Zusatz sowohl die Kerne der Keimzellen wie auch ihre sonstige Struktur ziemlich klar zur Anschauung bringen, wenn auch nur für einige Zeit, da die Zellen sehr schnell zerfallen. Um Letzteres zu vermeiden, war es nöthig, die zerzupften Elemente zu fixiren. Dieses ließ sich am besten und ohne Verlust von Material dadurch erreichen, dass man den betreffenden Objektträger mit dem die Hodenelemente enthaltenden Tropfen umgekehrt für eine kurze Zeit (1—2 Minuten) über Osmiumdampf hielt, wodurch die Zellen nicht nur vorzüglich konservirt wurden, sondern auch eine leichte Bräunung erhielten, die ihr Auffinden und Studium bedeutend erleichterte.

. Diese so fixirten Objekte wurden dann mit einer schwachen Methylengrünlösung gefärbt (siehe RIPART etc.). Wenn man den Rand des Deckglases mit Lack verschlossen hatte, so hielten sich diese Präparate einige Zeit. Diese Methode wurde schon von GILSON (7) bei der Untersuchung des Myriopodenhodens in Anwendung gebracht, und er verdankt ausschließlich ihr seine Resultate. Bei jüngeren und jüngsten Hoden ist sie indessen, wenn überhaupt, nur im beschränkten Maße anwendbar, da bei ihnen durch das im Inneren vorhandene Zellsyncytium ein Zerzupfen zur Isolirung der Elemente nicht möglich ist. Denn während bei den älteren Hoden und Ovarien die Zellen beim Zerzupfen ohne Weiteres hervorquellen, ist es bei den jüngeren Keimdrüsen nicht der Fall, da ihr Inhalt aus einer zähen, weißlichen Masse, eben jenem Zellsyncytium, besteht. An eine Trennung der Zellelemente ist also in diesem Falle gar nicht zu denken.

Bessere Resultate erhielt man mit der Schnittmethode, die ich im Gegensatz zu meinen Vorgängern hauptsächlich anwandte. Sowohl Konservirung als auch Einbettung der zum Schneiden bestimmten Geschlechtsorgane musste mit großer Sorgfalt geschehen, da im entgegengesetzten Falle die Objekte nahezu unbrauchbar waren. In Folge ihrer gut ausgebildeten Muscularis und der im Hoden enthaltenen eiweißartigen Masse, welche zur Ernährung der heranwachsenden Spermamutterzellen verwendet wird, splitterten bei unrichtiger Behandlung die eingebetteten Hoden, und aus den zerrissenen Schnitten ließ sich kein natürliches Bild der Lagerung der einzelnen Zellengruppen zu einander gewinnen. Obgleich die starke peritoneale Hülle und Muscularis das Eindringen der Konservirungsflüssigkeit sehr erschwert, so habe ich trotzdem immer noch die Osmiumgemische, unter ihnen die HERMANN'sche Lösung, am geeignetsten zur Gewinnung guter Präparate gefunden, da Sublimatgemische oder absoluter Alkohol zumeist selbst bei vorsichtigster Anwendung große Schrumpfungen innerhalb des Hodens hervorriefen. Ich habe immer die Vorsicht gebraucht, gleich nach der Konservirung den bereits fixirten Hoden in zwei Theile zu zerschneiden, um der Flüssigkeit die bessere Möglichkeit zum Eindringen zu geben. Zerschneidet man jedoch den frischen Hoden vor seiner Konservirung, so quillt sofort an den Schnittflächen ein Theil des Inhaltes heraus, und die Lagebeziehungen der Zellen sind dadurch natürlich vollständig gestört.

Zumeist ließ ich die Objekte zwei Stunden in der Konservirungsflüssigkeit, um sie dann sofort zum Auswaschen in 60%igen Alkohol zu übertragen. Bei kleineren Hoden genügt auch bereits eine kürzere Zeit, nach der sie vollständig mit HERMANN'scher Lösung durchtränkt sind.

Nach genügender Härtung in absolutem Alkohol (ungefähr 24 Stunden) wurden die Objekte vorsichtig durch Alkohol-Chloroformgemische in reines Chloroform übertragen, um dann nach gründlicher Durchtränkung in ein Chloroform-Paraffingemisch zu kommen, in dem ich sie 24 Stunden ließ. Die eigentliche Einbettungsdauer innerhalb des Ofens im reinen Paraffin betrug jedoch nie über zwei Stunden, da die Objekte selbst bei guter Härtung nicht nur im heißen Paraffinbade zu schrumpfen beginnen, sondern außerdem jene unangenehme Härte erwerben, welche ihr nachheriges Schneiden fast unmöglich macht. Zum Einbetten wurde ausschließlich Paraffin vom Schmelzpunkt 60° genommen.

Die Schnittdicke betrug bei sehr jungen Hoden 3 μ, bei älteren das Doppelte.

Die meisten Färbungen geschahen nach der auch für unser Objekt so vortrefflichen HEIDENHAIN'schen Eisen-Hämatoxylinmethode. Einige Doppelfärbun-

gen mit Eosin, Bleu de Lyon etc. waren zur Unterscheidung der jüngsten Ei- und Samenelemente von ihren Nährzellen von großem Vortheile.

Ich habe die von mir angewendeten Methoden aus dem Grunde so ausführlich angegeben, da meine Versuche, den meines Wissens bisher auf diese Weise noch nicht bearbeiteten Hoden von *Lithobius* in brauchbare Schnittserien zu zerlegen, zunächst ganz misslangen, und da der Erfolg der hier mitgetheilten und besonders auch der späteren Untersuchungen, welche sich auf die Histogenese der Spermatozoen beziehen, wesentlich darauf beruht.

Der Hoden.

Der Hoden von *Lithobius* besteht aus drei Schläuchen, von denen der mittlere im engeren Sinne das Keimorgan bildet, da in ihm die Entstehung und Entwicklung der Spermatozoen vor sich geht, während die beiden seitlichen Schläuche reife Spermatozoen enthalten und aus diesem Grunde als Vesiculae seminales anzusehen sind. Außer diesen drei Hodenröhren sind zwei Paare von Nebendrüsen vorhanden. Die mittlere Hodenröhre ist die längere von den dreien. Sie ist drehrund und läuft in eine feine Spitze aus. In jungen Thieren liegt sie, wie das Ovarium, dorsal über dem Darme. Sobald die sich vermehrenden Spermamassen ein Wachsthum des Hodens auch in der Längsrichtung veranlassen, legt sich derselbe in verschiedene Schlingen, welche mitunter um das Hinterende des Mitteldarmes herumgewunden sein können. Die seitlichen, kürzeren Schläuche lassen sich von dem mittleren sogleich durch ihre intensiv weißliche Färbung unterscheiden. Hoden und Ovarien weisen in ihren anatomischen und, wie wir später sehen werden, auch in ihren histologischen Verhältnissen große Übereinstimmungen auf. An derselben Stelle, wo beim Männchen, wie schon erwähnt, der unpaare Hoden liegt, findet sich beim Weibchen das ebenfalls unpaare Ovarium, welches späterhin durch stärkere Ausbildung auch die Seiten des Darmes umfassen kann. Den beiden Vesiculae seminales entsprechend, liegen beim Weibchen an derselben Stelle zwei sackförmige Behälter, welche, da sie mit reifem Sperma erfüllt sind, als Receptacula aufgefasst werden müssen. Auch die beiden Drüsenpaare, welche im Männchen als Nebendrüsen bezeichnet worden sind, finden sich an der gleichen Stelle im Weibchen als Kitt- und Schleimdrüsen.

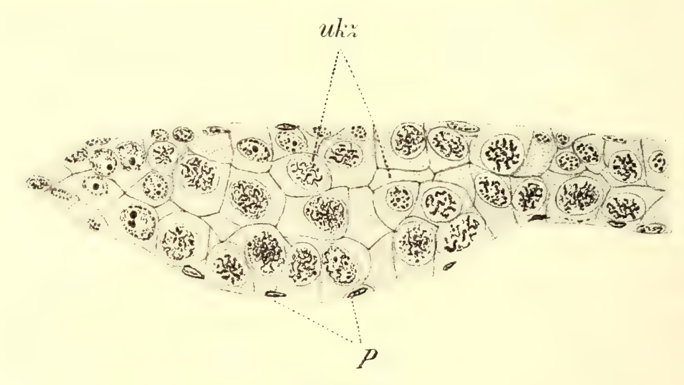
Da der mittlere Hodenschlauch das keimbereitende Organ ist, so beschränkten sich meine Untersuchungen ausschließlich auf ihn, eben so wie dies bei denjenigen GILSON's (7) über die Spermatogenese von *Lithobius* der Fall ist. Es wurden Hoden jeden Alters ge-

schnitten, wenn auch die specielle Untersuchung sich nur bis zur völligen Ausbildung der Spermatogonien erstreckte. Längsschnitte gaben sehr instruktive Bilder, und ich habe mich daher auf ihre Wiedergabe beschränkt und nur einen Querschnitt abgebildet (Fig 11), obgleich ich deren viele hergestellt habe.

Zum besseren Verständnis der Ovarialverhältnisse, welche zum Vergleich herangezogen werden sollen, erscheint es nöthig, zunächst einen kurzen Überblick über die Spermatogenese zu geben.

Ich habe die Hoden möglichst junger Thiere untersucht, so weit dies möglich war, und die geringe Größe der Thiere ihr Geschlecht bereits erkennen ließ.

Einige der männlichen Keimdrüsen, welche ich in Schnittserien zerlegt habe, waren nicht ganz 1 mm lang. Hoden jüngeren Alters habe ich mitsammt dem Thier auch geschnitten, jedoch waren ihre Zellelemente noch zu unentwickelt, als dass man an ihnen einige jener Differenzirungsvorgänge hätte bemerken können, welche für uns von Wichtigkeit sind. Auf eine histologische Eigenthümlichkeit



Textfig. 1.
Junge, noch undifferenzirte Keimdrüse von *Lithobius forficatus*. *ukz*, Urkeimzellen; *p*, Peritonealhülle. Länge des Thieres ungefähr 8 mm. Zeiss' Apochr. 2 mm (Apert. 1,40) und Comp.-Oc. 4 (Tubuslänge 16 cm).

dieser jungen Keimdrüsen, welche jedoch in etwas älteren Stadien sehr bald verschwindet, möchte ich an dieser Stelle kurz hinweisen. Wir werden sehen, dass im Inhalt des Hodens und Ovariums, sobald sie als solche erkennbar sind, die einzelnen Zellen sich nicht von einander unterscheiden lassen, also anscheinend eine Art von Syncytium vorhanden ist, während im Gegensatz dazu sich diese jüngsten und jungen Stadien für kurze Zeit aus deutlich mit Grenzen versehenen Zellkomplexen zusammensetzen (Textfig. 1).

Ich würde gern die embryonale Entwicklung der Keimdrüsen verfolgt haben, schon aus dem Grunde, um über die Herkunft ihres Zellmaterials genauer orientirt zu sein, als ich es leider in diesem Falle bin. Ich vermag darum über die wichtige Frage, ob sich in den Keimdrüsen von *Lithobius* propagatorische von rein somatischen Zellen scheiden lassen, keine genügende Antwort zu geben, sondern vermuthe nur auf Grund meiner histologischen Untersuchung, dass aus einem indifferenten Zellmaterial, welches im Keimepithel des jungen Hodens gegeben ist, Ursamenzellen und Nährelemente ihren Ursprung nehmen.

Es lassen sich zwar im jungen Hoden durch Doppelfärbungen (z. B. Heidenhain-Eosin) bereits im Keimepithel sowohl zukünftige Ursamenzellen als auch Nährzellen gut unterscheiden, jedoch finden sich so viele Übergänge zwischen beiden Zellelementen, dass man von histologischem Standpunkte aus genöthigt ist, sie auf einander zurückzuführen und ihnen eine gemeinsame Abstammung zuzuschreiben. Die Auffassung steht wohl, wie ich mir nicht verhehle, auf etwas unsicherem Boden, lässt sich aber nur durch eine embryologische Untersuchung möglicherweise fester begründen. Jedoch würde diese Aufgabe, so wichtig und interessant sie als Grundlage für unsere Anschauungen auch gewesen wäre, den Rahmen der Arbeit überschritten haben (siehe die Notiz am Schluss der Arbeit).

Der jüngste, als solcher deutlich erkennbare Hoden (Fig. 1, Taf. XIX), den ich in Schnittserien zerlegte, war, wie ich schon erwähnte, nicht ganz 1 mm lang. Äußerlich war er in Folge seiner drehrunden, zugespitzten Gestalt als Hoden kenntlich, außerdem jedoch ließ sich auch das ungefähr 5 mm lange Thier an seinen äußeren Geschlechtstheilen als Männchen bestimmen.

Das Innere dieses Hodens wies ein Syncytium verhältnismäßig gleich großer Zellen auf, wenn man die durchschnittliche Größe der Kerne berücksichtigt. Diese zusammenhängenden Plasmamassen (Fig. 1 *st*) erfüllten den ganzen Hoden, von dem nur ein kleiner Theil abgebildet wurde, da das histologische Bild im ganzen Schlauch ungefähr dasselbe ist; sie waren in Folge der vielen eingelagerten Kerne nur an gewissen Stellen, speciell im Centrum, sichtbar. Obgleich kein deutliches Epithel (*kep*) an der Wand des Hodens bemerkbar war, konnte man doch an vielen Stellen die Einwanderung dieser indifferenten Kernmassen (*k*) von der Peripherie in das Innere deutlich beobachten. Es findet innerhalb dieser Masse eine ununterbrochene lebhafte Kerntheilung statt, wie die vielfachen karyokinetischen Fi-

guren beweisen. Wenn die Kerne aus dem Keimepithel herausrücken, nehmen sie auch Theile vom Plasma mit, welches jedoch sogleich mit dem des ganzen Hodenschlauches verschmilzt, so dass das Syncytium vorläufig in seiner alten Ausdehnung erhalten bleibt.

Äußerlich ist der Hoden von einer dünnen Muscularis (*ms*) und einer Peritonealschicht (*p*) bedeckt.

Wenn wir die Abbildung Fig. 1 betrachten, so sehen wir in der Mitte des Hodens einen deutlich protoplasmatischen Strang mit kleinen spärlichen Kernen. Sie machen ganz den Eindruck degenerirender Gebilde (*dk*), und thatsächlich kann man in diesem Strang ihre Auflösung Schritt für Schritt verfolgen. An der Peripherie sind sie am größten, um nach der Mitte zu immer mehr an Umfang abzunehmen. Schließlich verschwinden sie durch gänzliche Auflösung vollständig. Die Bedeutung dieser, den indifferenten Zellelementen zuzurechnenden Zellen wird aus den älteren Stadien der Spermatogenese ohne Weiteres klar. Sie werden als Nährmaterial für die Ursamenzellen verbraucht und im Laufe der Entwicklung, obgleich sie viel neuen Zuzug erhalten, vollständig resorbirt (Fig. 1—7 u. 8). Zellgrenzen sind, wie erwähnt, auf diesen jungen Stadien nicht vorhanden, wie deren späteres Auftreten, das sich Schritt für Schritt verfolgen lässt, lehrt (Fig. 7 u. 8).

Sobald die jungen Hoden mit einer gewissen Menge von Nährmaterial erfüllt sind (Fig. 1), und auf diese Weise der Boden für eine geeignete Entwicklung der Keimzellen vorhanden ist, bilden sich in der Peripherie des Keimschlauches, also im Keimepithel, wenn wir von einem solchen sprechen dürfen, Kerne von größerem Umfange aus, welche sich leicht von denen der kleineren Nährzellen (*nz*) unterscheiden lassen (Fig. 2 *spg*). Es sind die Kerne zukünftiger Spermatogonien, welche durch ihre beträchtliche Größe und einen intensiv sich färbenden Nucleolus von den übrigen Zellen ausgezeichnet sind. Sie theilen sich lebhaft, mitunter in ganzen Gruppen zusammen (Fig. 3 *spg*). Diese letzteren schieben sich nun, sobald sie keinen Platz im Epithel mehr finden, unter beständigem Wachsthum zwischen das Nährmaterial ins Innere des Hodens hinein, indem sie, wie bereits hervorgehoben, eine Partie etwas dunkler gefärbten Plasmas mit sich nehmen (Fig. 4). Sie besitzen, wie die Eier, bereits auf sehr jungen Stadien einen stark hervortretenden Nucleolus, der sie ohne Weiteres von den übrigen Zellen des Hodens unterscheidet.

Deutlich lassen sich auf diesen Stadien Spermatogonien (*spg*)

von Nährzellen (*nz*) unterscheiden. Eben so wenig verschmilzt das Plasma der Keimzellen mit dem Syncytium des Hodens, sondern bleibt gesondert, so dass allmählich Zellstränge mit sehr großen Kernen den Hoden in der Längsrichtung durchsetzen, welche aber nur an ihren Längsseiten Begrenzungen besitzen (Fig. 6 u. 7), während die queren Zellgrenzen noch fehlen. Die zwischen den kleinen Nährzellen in Längsreihen angeordneten Spermatogonien bieten ein recht eigenartiges Aussehen dar, und wenn man die Abbildung (Fig. 5) betrachtet, so könnte man im ersten Augenblick vermuthen, ein Ovarium vor sich zu haben. Jedenfalls ist die Übereinstimmung der Zellelemente dieser jungen Hoden mit den in gleicher Ausbildung stehenden Ovarien sehr auffällig.

Wir haben gesehen, dass das Keimepithel der jüngsten Hoden zuerst ein Zellmaterial von ziemlich gleichmäßiger Beschaffenheit und gleicher Zellgröße liefert, welches allmählich beim Wachsthum des Hodens der Auflösung anheimfällt und zur Ernährung der Ursamenzellen verbraucht wird. Das gleiche Verhalten zeigen uns die jungen Ovarien, welche ebenfalls aus ihrem Keimepithel Gruppen von kleineren Zellen, die denen des Hodens sehr ähnlich sehen, austreten lassen und die sich durch Auflösung in eine faserige Grundmasse zum Nährmaterial der jungen Eier umbilden.

In beiden Fällen gehen die Nährzellen aus demselben Epithel hervor wie die Urkeimzellen, d. h. die Oogonien und Spermatogonien, und lassen sich beide Zellformen durch zahlreiche Übergänge auf einander zurückführen, so dass der Gedanke naheliegt, dass wir es in beiden Fällen mit Zellelementen gleichen Charakters zu thun haben, und diese Annahme wird durch den Nachweis unterstützt, dass sehr häufig in jungen und älteren Ovarien Zellen als Nährmaterial verbraucht werden, welche bereits deutlich den Charakter junger Eier tragen. Es existirt also eine gewisse Verwandtschaft einerseits zwischen Ei- und Nährzellen, andererseits zwischen letzteren und Spermatogonien. Der Vergleich und die Übereinstimmung geht jedoch noch weiter.

Wenn wir einen jungen Hoden, in dem bereits Spermatogonien liegen (Fig. 5), auf Schnitten betrachten, so macht er, wie erwähnt, den Eindruck eines Ovariums, da die Spermatogonien, vereinzelt im Hoden liegend, dicht von Nährzellen umgeben sind, welche ganz den Eindruck eines Follikels hervorrufen (Fig. 13), so dass man diese Zellen direkt als Spermafollikelzellen bezeichnen könnte. Sie haben denselben Ursprung und in gewissem Sinne dieselbe Bedeutung wie

jene. Späterhin verschwinden sie freilich nahezu vollständig, während die Follikelzellen des Eies noch lange erhalten bleiben. Auch diese entstammen dem Keimepithel und liegen lange Zeit zu Gruppen vereint zwischen den jungen Eiern, bis sie sich entweder auflösen oder sich den Eiern als typische Follikelzellen dicht anlegen. Die specielleren Verhältnisse des *Lithobius*-Ovariums werden wir in einem besonderen Kapitel erläutern.

Fig. 7 stellt ein wichtiges und interessantes Stadium der Spermatogenese dar. Zellstränge, mitunter von bedeutender Länge, füllen den ganzen Hodenschlauch der Länge nach aus. Ihr Wachsthum ist so intensiv, dass sie das gesammte Nährmaterial, welches im vorhergehenden Stadium (Fig. 6) noch ziemlich reichlich vorhanden war, verbraucht haben. Bei geeigneter Färbung (Heidenhain) treten im Plasma dieser Zellstränge, zumeist in Gruppen um einen Kern angeordnet, zahlreiche Körnchen auf, die wohl als Reservematerial für die heranwachsenden Zellen zu betrachten sind. Leydig (16) hielt sie direkt für Plasmastrukturen, d. h. für die Knotenpunkte des protoplasmatischen Zellnetzes, jedoch ist diese Ansicht nicht richtig, wie schon Gilson (7) hervorhebt, welcher gleichfalls die Körnchen nachuntersucht hat. Natürlich kommt es sehr häufig vor, dass sie an den Knotenpunkten des Plasmanetzes liegen, wo sie Leydig beobachtet hatte.

Die Kerne scheinen einen gewissen richtenden Einfluss auf die Körnchen auszuüben, da sie sich bis zu einer bestimmten Grenze koncentrisch um ihn anordnen (Fig. 7).

In einigen neueren Arbeiten werden diese Körnchen mehrfach erwähnt. P. und M. Bonin (3) nehmen in ihrer Untersuchung an, dass die Körner in den Spermatogonien durch Zerfall von Fäden entstehen und späterhin ihre Substanz eine Art gallertige Umwandlung durchmachen soll. Auf diese Weise würden paranucleäre Körper, welche bei Beginn der Prophase während der Theilung verschwinden, gebildet werden.

Fr. Meves und K. v. Korff (18) bezweifeln jedoch diese letzte Angabe von P. und M. Bonin, da sie die Körnchen, wenn auch in kleinere Elemente als zuvor zerfallen, während der ganzen Mitose beobachten konnten. Sie setzen sie in Vergleich zu den von v. la Valette St. George beschriebenen Cytomikrosomen der Hodenzellen (den Mitochondrien Benda's).

Ich muss nach meinen Untersuchungen in Übereinstimmung mit Gilson diese Gebilde für Reservematerial halten, welches, wie die

Dottersubstanz im Ei, durch Aufnahme von Nährmaterial in den Spermazellen abgelagert worden ist. Über den Verbleib der Körnchen in den späteren Stadien kann ich vorläufig keine Auskunft geben.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu unserem Stadium (Fig. 7) zurück. Eine Zellgrenze ist nur im Längsverlauf der Stränge vorhanden, obgleich die künftige vollständige Trennung der noch unter einander in Verbindung stehenden Spermatogonien durch die eigenthümliche Lagerung der Körnchen zum Ausdruck kommt. Im Übrigen haben die Stränge einen ziemlich massigen, säulenartigen Bau und stellen sich im Querschnitt zumeist im Fünf- oder Sechseck dar (Fig. 11).

Da in diesem und den folgenden Stadien Nährzellen zuweilen überhaupt nicht mehr vorhanden sind, so werden häufig ganze Komplexe von Spermatogonien aufgelöst und als Nahrung für die Schwesterzellen verbraucht. In diesen öfters zu beobachtenden Fällen haben wir es also mit echten abortiven Spermatogonien zu thun (Fig. 12 *ewk*).

Wiederholt habe ich Hoden, welche ungefähr in dem Alter von Fig. 7 standen, auf dem Objektträger zerzupft und ihren Inhalt konservirt. Sobald die Zellstränge aus dem Inneren der Hodenröhre hervorquellen, reißen sie an beliebigen Stellen ab und kontrahiren sich stark, so dass man sehr häufig zwei, drei oder mehr Kerne in einer rundlichen Plasmamasse bemerken kann. Auf derartigen, in ihrer Form und Lage veränderten Zellmassen beruhen, zum Wenigsten was die Spermatogonien anbetrifft, die meisten Abbildungen der GILSON'schen Abhandlung.

Seine Fig. 16 und 17, Taf. I, können nicht dem richtigen Lagerungsverhältnis der Zellen innerhalb der Hodenröhre entsprechen. Jedenfalls leidet seine Darstellung der Spermatogonien (nach GILSON, Métrocyten) an gewissen Mängeln, welche eben darauf zurückzuführen sind, dass GILSON den Inhalt des Hodens nicht auf Schnitten, sondern an zerzupften Keimdrüsen untersuchte. In meiner zweiten Mittheilung werde ich auf die Untersuchungen GILSON's näher zu sprechen kommen. Diese beginnen übrigens erst mit der Beobachtung und Beschreibung der reifen Spermatogonien, so dass sie mit der vorliegenden Arbeit nur geringe Berührungspunkte haben. Verfasser nimmt nur ein Zellelement des Hodens an, die Nährzellen sind ihm völlig entgangen. Ebenfalls hat er die abortiven Spermatogonien nicht beobachtet.

Wir konnten auf Fig. 7 nur längsverlaufende Abgrenzungen (*zmb*) der Zellen bemerken, während die künftigen Querwände wohl durch hellere Plasmapartien angedeutet, jedoch noch nicht vorhanden waren. Im nächstfolgenden Stadium, von dem ich nur eine Anzahl Zellen aus der Mitte des Hodens unter stärkerer Vergrößerung abgebildet habe, so dass zu beiden Seiten Theile der Hodenwand fehlen, treten bereits vorhandene oder in der Anlage begriffene Querwände deutlich hervor. Die Membranen schieben sich von den bereits vorhandenen Längswänden in das Plasma vor, welches an diesen Stellen auf Schnitten zumeist intensiv gefärbt erscheint. Die Partien des Cytoplasmas, an welchen die Zellmembranen hervortreten werden, sind bereits durch hellere Linien im Plasma angedeutet (Fig. 8).

Nachdem dieser Vorgang beendet ist, tritt uns im Hoden eine große Zahl dicht hinter einander liegender, zumeist vierseitig begrenzter Zellen, Spermatocyten I. Ordnung entgegen (Fig. 9 *spc*). Sie sind jetzt allseitig scharf begrenzt, besitzen einen großen Kern (*k*) mit stark hervortretendem Nucleolus. Das Reservekörnchenmaterial ist ebenfalls noch vorhanden; es ist jedoch auf dem betreffenden Präparat nicht sichtbar, da die Färbung eine andere war als in Fig. 7 und 8. Nährzellen (*nz*) liegen nur noch in der Nähe des Keimepithels, wo auch fortgesetzt neue Zellstränge zur Bildung zukünftiger Spermatogonien entstehen (Fig. 9 *kep*).

Nachdem wir die Spermatogenese bis zur definitiven Ausbildung der Spermatogonien zu Spermatocyten erster Ordnung kurz überblickt haben, wollen wir zum Schluss noch ein älteres Stadium (Fig. 10) betrachten, welches uns den Übergang zum zweiten Theil, welcher die Histogenese der Spermatozoen von *Lithobius* behandeln soll, vermitteln wird. Dicht der Hodenwand anliegend, finden wir im Keimepithel (*kep*) bekannte Gebilde mit großem Kern und intensiv gefärbtem Nucleolus vor, die Spermatogonien (*spg*). In ihrer Nähe, auf der Abbildung zufällig nur auf der linken Seite, liegen Zellen mit sehr chromatinarmen, kleinen Kernen. Es sind Spermatocyten (*spc*) und Spermatiden (*spt*), welche durch Theilung aus den Spermatogonien hervorgegangen sind. Diese wandeln sich dann, indem das Plasma in die Länge wächst, zu jenen Bündeln großer Spermatozoen um, welche das Innere des Hodenschlauches vollständig ausfüllen (*sp*). Ihre Bildung werden wir im zweiten Theil specieller kennen lernen.

Die Resultate dieser Untersuchung sind kurz folgende:

1) In den jungen männlichen Keimdrüsen bilden sämmtliche Zellelemente ein Syncytium.

2) Dasselbe wird von den heranwachsenden Ursamenzellen größtentheils als Nährmaterial verbraucht.

3) Seine Entstehung lässt sich auf die Auswanderung indifferenter Zellen aus dem Keimepithel zurückführen.

4) Aus demselben Zellmaterial des Keimepithels entstehen Keimzellen, welche zu Spermatogonien und Nährzellen werden.

5) Auch Ursamenzellen werden vielfach als Nährmaterial verbraucht, so dass wir in den Nährzellen des *Lithobius*-Hodens echte abortive Keimzellen vor uns haben.

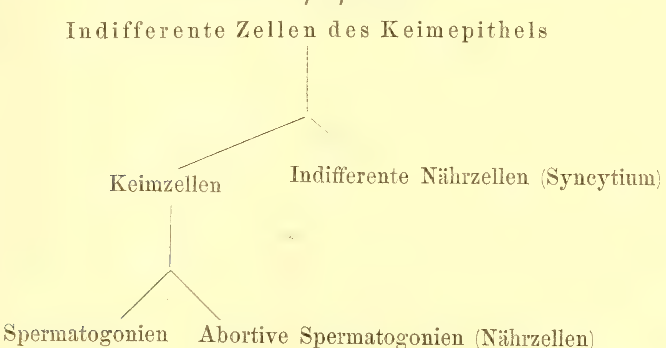
6) Die Spermatogonien wuchern als lebhaft sich theilende Zellkomplexe in das Syncytium des Hodens hinein.

7) Sie bilden lange Zellstränge mit hinter einander liegenden Kernen, welche zunächst nur im Längsverlauf mit Zellgrenzen versehen sind. Erst in späteren Stadien treten Quermembranen zwischen ihnen auf.

8) Sämmtliche Nährzellen werden resorbirt.

9) Im Hoden von *Lithobius forficatus* sind zwei verschiedene Zellelemente, Keim- und Nährzellen, vorhanden (gegen GILSON).

Genealogie der Zellelemente des Hodens von *Lithobius forficatus*.



Das Ovarium.

Das weibliche Genitalorgan nimmt, so lange es noch jung ist, dieselbe dorsale Lage über dem Darm im hinteren Abschnitt des Thieres ein wie der unpaare Hoden. Es sieht ihm auch in diesen Stadien außerordentlich ähnlich und geht erst im späteren Alter aus der schlauchförmigen Gestalt in eine mehr traubige über. Paarige Ausführungsgänge, welche den Darm gabelförmig umfassen, münden

ventral in einer Vulva, und zwar am vorletzten Segment, dem sog. Genitalring, aus. In älteren Individuen wölbt sich das Ovarium durch seine Größenzunahme seitlich rings um den Darm herum. In seinen hinteren Abschnitt münden zwei sackförmige Behälter von weißlicher Färbung ein, welche als Receptacula seminis aufgefasst werden müssen, da sie zumeist mit reifen Spermatozoen erfüllt sind. Sie entsprechen den paarigen Hodenschläuchen, die wohl Vesiculae seminales darstellen. Außerdem liegen, wie beim Männchen genau an der gleichen Stelle, im Hinterende zwei Drüsen, welche ein Sekret zum Zusammenkleben der abgelegten Eier abgeben.

Die Wände des Eierstockes sind sehr zart, so dass es großer Vorsicht beim Präpariren bedarf, um sie nicht zu verletzen. Eine feine Peritoneallamelle umgiebt das ebenfalls nicht sehr stark ausgebildete Epithel des Ovariums.

Je reifer die Eier werden, um so mehr bilden sie in die Leibeshöhle vorspringende Erhöhungen des Ovariums, so dass dieses bei Betrachtung in toto wie gekörnt erscheint. Die Keimdrüse setzt sich in den Eileiter fort, dessen Wände nach der Ausführungsöffnung zu bedeutend an Stärke gewinnen und am Ende mit Längsmuskelfasern versehen sind. Der Eileiter ist Anfangs unpaar und liegt auf der Rückenfläche des Rectums. Nahe seiner Ausmündungsstelle theilt er sich, wie ich schon oben erwähnt habe, in zwei Arme, die das Rectum umfassen, um auf der Ventralseite in einem weiten Sack mit dünner Wandung, der Kloake, einzumünden. Nachdem hier noch die Anfangs beschriebenen Drüsenpaare eingetreten sind, endigt dieser letzte, abermals unpaare Theil des Eileiters in der Vulva. Die für uns zum Vergleich mit ähnlichen Verhältnissen im Hoden wichtigen Ovarien besaßen eine Länge von durchschnittlich $1^{1}/_{2}$—10 mm, während die Thiere dem entsprechend in der Länge von 5—20 mm schwankten. Das langgestreckte, unpaare, junge Ovarium besitzt eine ähnliche Form wie der junge Hoden gleichen Alters, wenn auch beide leicht von einander zu unterscheiden sind, da das erstere dorso-ventral abgeplattet ist und kleine Höcker, welche die heranreifenden Eier durch den Druck nach der Leibeshöhle hin hervorgebracht haben, auf seiner Oberfläche erkennen lässt. Der Hoden ist im Gegensatz zu dem Ovarium drehrund, stark zugespitzt und äußerlich von glatter Beschaffenheit. Legt man in dorso-ventraler Richtung (sagittal) Schnitte durch ein junges Ovarium (Fig. 18, Taf. XX, ungefähr 2 mm lang), so geben sie folgendes mikroskopische Bild. Die peritoneale Hülle (*p*) nebst der vorhandenen schwachen

Muscularis (*ms*) ist an der ventralen Seite des Keimstockes (*vent*), im Gegensatz zu der dorsalen, bedeutend stärker ausgebildet, denn während an dieser letzteren nur ein schwaches, weit ausgezogenes Epithel mit spärlich vertheilten Kernen liegt, ist die ventrale Seite bedeutend reichhaltiger an Zelllagen, so dass ein deutlicher Unterschied der beiden Seiten bereits durch die Stärke und die Struktur der peritonealen Hülle und der Muscularis hervortritt (Fig. 18). Dieser Eindruck wird noch verstärkt durch die Ausbildung des Keimepithels (*kep*) an der ventralen Seite, während dasselbe dorsal nur in spärlichen Resten vorhanden ist (Fig. 20 und 21). Aus diesem Grunde ist speciell im Ovarium von *Lithobius forficatus* nur die ventrale Seite als die Keimstätte anzusehen, während das dorsale Epithel wenig oder gar keine Keimzellen liefert (Fig. 18, 20 und 21). Nur ganz vereinzelt liegen in diesem flachen Epithel einige zerstreute Kerne, während an der gegenüber liegenden Seite eine lebhafte Zellauswanderung (Fig. 15) in das Innere des Ovarialschlauches stattfindet. Die Zellelemente drängen sich hier so stark, dass eine Grenze zwischen den eingewucherten Zellen und dem Keimepithel schwer zu ziehen ist. Trotzdem ist sie, wie Fig. 16 zeigt, vorhanden und scheidet, wenn auch nur schwach angedeutet, ein Keimepithel von dem das Innere füllenden Plasma (*st*). Woher dieses Plasma stammt, werden wir gleich zu besprechen haben. Das Keimepithel ist nach außen, d. h. gegen die Peritonealschicht, durch eine intensiv sich färbende Basalmembran (*ms*), welche an der ventralen Seite entsprechend stärker ist, begrenzt.

Wie durch die Untersuchungen Fabre's (6) bekannt geworden ist, entstehen die Keimzellen, sowohl in den Ovarien der *Chilopoden*, wie der *Diplopoden*, an Längsleisten, welche die ganze Keimdrüse der Länge nach durchziehen (Fig. 21, I und II). Dieses Verhalten, speciell bei den *Diplopoden*, würde ein Hinweis darauf sein, dass phylogenetisch das jetzt unpaare Ovarium aus einem paarigen hervorgegangen sein könnte. Wir werden später auf diese Verhältnisse noch zurückzukommen haben.

Das ganze Ovarium ist dicht mit Zellen und Kernen von verschiedener Größe und Aussehen erfüllt (Fig. 18), so dass eine Höhlung in ihm nicht vorhanden ist; das gleiche Verhalten haben wir bereits für den Hoden nachgewiesen. Weiterhin sind in den jungen weiblichen Keimdrüsen, welche wir vorerst zu betrachten haben, die Zellmassen derselben unter einander so dicht verbunden, dass Zellgrenzen nicht vorhanden sind, und das Ovarium an vielen Stellen das Aussehen eines Syncytiums besitzt, wie dieses so häufig bei Arthropoden-

keimstöcken gefunden wird. Die Keimkerne, sowohl die der zukünftigen Eier als auch der Follikelzellen, liegen in einer Protoplasmamasse (*st*), deren Grundstruktur ein feines Wabenwerk zeigt, das an vielen Stellen eine körnige Beschaffenheit besitzt und in dem die Waben nicht mehr ohne Weiteres nachweisbar sind. Über die Entstehung dieser protoplasmatischen Grundmasse geben nur die jüngsten Ovarien Aufschluss (Fig. 15—21, Taf. XX), da sie in den älteren weiblichen Keimstöcken von den heranwachsenden Eiern als Nährmaterial verbraucht ist (Fig. 22 und 23). Große Gruppen von indifferenten Zellen wandern aus der ventralen Fläche des Keimepithels aus (Fig. 15), um zum größeren Theil inmitten der Plasmamasse (*st*) des Ovariums der Auflösung anheimzufallen (*dk*, Fig. 15—21). Dieser Auflösungsprocess lässt sich Schritt für Schritt verfolgen, und zwar geschieht er in der Weise, dass die Auflösung nach der dorsalen Partie des Ovariums immer größer wird, während nahe den Auswanderungspunkten der Keimzellen die Umbildung derselben zu Nährmaterial gering ist (Fig. 18, 20 und 21). Im Plasma suspendirt finden sich, wenn wir von den jungen Eiern (Fig. 18 *oe*) absehen, einestheils halb aufgelöste Kerne (Fig. 20 *dk*), deren Natur noch deutlich erkennbar ist und außerordentlich viele kleine, schwarz gefärbte Partikelchen, welche oftmals gruppenweise zusammenliegen. Sie bestehen einestheils aus den Chromatinbröckchen der zu Grunde gegangenen Kerne, andererseits aus den Nucleolen derselben. Es ließ sich, wie schon hervorgehoben wurde, mit aller Sicherheit nachweisen, dass diese Kerne, welche bei ihrer Einwanderung stets einen Strang Protoplasma hinter sich her ziehen (Fig. 15), aus dem Keimepithel stammen, dass sie einen histologisch ganz indifferenten Charakter tragen und durch ihre Auflösung die Plasmamasse, welche das ganze heranwachsende Ovarium erfüllt, bilden helfen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sie genetische Beziehungen zu den Ei- und Nährzellen des Ovariums haben und mit den letzteren direkt zu vergleichen sind; mindestens was ihre physiologische Leistung anbelangt. Aus diesem Grunde sehe ich mich veranlasst, sie direkt mit den Nährzellen, welche aus den abortiven Eizellen hervorgehen, zu vergleichen, wodurch sie natürlich durch vielfache Übergänge auch mit den jungen Eizellen aufs innigste verwandt erscheinen.

Sobald diese »Nährzellen« in das Innere des Ovariums eingewandert sind, nimmt ihr Cytoplasma eine unregelmäßige Form an, indem es sich amöboid auszieht und mit dem Plasma, welches das Ovarium erfüllt, verschmilzt. Bald beginnt auch die Kernmembran

undeutlich zu werden, und der Kern löst sich auf, so dass nur sein intensiv gefärbter Nucleolus als Rest übrig bleibt. Zuletzt verschwindet auch dieser. Der Process der Einwanderung geht unbeschränkt seinen Gang weiter, jedoch gehen von den einwandernden Elementen nicht alle ihrer Auflösung entgegen, sondern bilden sich einerseits durch bedeutenderes Wachsthum und durch Bildung einer Zellmembran zu zukünftigen Eiern, andererseits zu Follikelzellen, welche sich den heranwachsenden Eiern anlegen (Fig. 17 *f*), um. Die meisten gehen jedoch immer noch durch allmähliche Auflösung in das Nährmaterial über, welches das ganze Ovarium erfüllt. In den Eiern der Myriopoden sind auch Dotterkerne beschrieben worden. In jungen Eiern von *Lithobius* treten Anhäufungen von Körnchen auf (Fig. 17), die in älteren Stadien wieder schwinden; sie hier als Dotterkerne zu bezeichnen, scheint mir nicht recht angängig, allem Anschein nach handelt es sich um noch nicht verarbeitetes Nährmaterial im Eikörper.

Nachdem wir die Auswanderung aus dem Keimepithel und die Auflösung des noch indifferenten Zellmaterials beschrieben haben, wollen wir unsere Aufmerksamkeit den Keimzellen, aus denen sich die Oogonien entwickeln, und der Entstehung der Follikelzellen zuwenden.

Die meisten Kerne des Keimepithels tragen histologisch den indifferenten Charakter, den ich schon mehrfach hervorgehoben habe (Fig. 16 *kep*). Das Epithel tritt, wie man aus dieser Figur deutlich sieht, entschieden durch eine feine Begrenzung nach dem Inneren des Ovariums schärfer hervor, als dies im Hoden der Fall war, wo wir von einem wirklichen Epithel überhaupt nicht reden konnten (Fig. 1, Taf. XIX). Es sind indessen auch hier keine queren Zellwände vorhanden, sondern die Zellen sind nur in der Längsrichtung begrenzt. Die scharf hervortretenden Kerne liegen in einer schwachkörnigen Plasmamasse, welche in einer dünnen Schicht den ganzen Innenraum des Ovariums überzieht. Wie beim Hoden ordnen sich die Kerne des Keimepithels in Längsrichtungen an (Textfig. 2) und weisen damit eine gewisse Übereinstimmung mit dem ersteren auf, dessen Spermatogonien gleichfalls hinter einander in Längsreihen angeordnet sind, ohne dass auf diesen Stadien Querwände zwischen den einzelnen Zellen auftreten (Fig. 7, Taf. XIX).

Die jungen Eizellen sind bereits sehr frühzeitig, meistens noch bevor sie aus dem Keimepithel herausgerückt sind, an ihrer histologischen Struktur erkennbar. Zahlreiche Übergänge verbinden sie jedoch mit den indifferenten Zellelementen des Keimepithels, so dass

es mir jedenfalls auf den Stadien, welche ich aus der Entwicklung des *Lithobius*-Ovariums untersucht habe, nicht möglich war, mich von dem Vorhandensein specialisirter Eizellen zu überzeugen, eben so wenig wie ich im Hoden die männlichen Keimzellen von Anfang an gesondert und besonders ausgezeichnet fand. Ich will damit die Möglichkeit durchaus nicht ausschließen, dass im Ovarium und im Hoden von *Lithobius* die Oogonien oder Spermatogonien als propagatorische Zellen schon sehr frühzeitig zur Anlage kommen und auf diese Weise keinen Vergleich mit den übrigen Elementen des Keimstockes zulassen. Jedoch würde dieses nur durch eine embryologische Untersuchung aufgeklärt werden können (siehe die Notiz am Schlusse der Arbeit). So lange diese nicht vorliegt, muss ich auf Grund meiner histologischen Untersuchung an der älteren, seiner Zeit von KORSCHELT (14) eingehend an Insektenovarien begründeten Auffassung festhalten, dass »die verschiedenen Zellelemente der Eiröhren, Eier, Nährzellen und Epithel aus gleichartigen indifferenten Elementen hervorgehen, welche in dem Inhalt der ersten Anlage der Eiröhren zu suchen sind«.



Textfig. 2.
Längsschnitt durch das Keimepithel eines jungen Ovariums von *Lithobius forficatus*. Kerne der Oogonien (*oe*) in Längsrichtungen angeordnet. ZEISS Aprochr. 2 mm, Apert. 1,40 und Comp.-Oc. 4.

Was nun die histologische Differenzirung der jungen Eizellen anbetrifft, so macht sie sich, wie ich schon hervorgehoben habe, am Eikern zuerst bemerkbar. Derselbe vergrößert sich, höchst wahrscheinlich durch Aufnahme von Flüssigkeit, ganz außerordentlich und wird bläschenförmig. Das Chromatin, welches sich bald zu größeren Brocken zusammenballt, hat sich gleichfalls stark vermehrt und zwischen ihm macht sich sehr bald ein größerer, durch seine intensive Färbbarkeit stark hervortretender Nucleolus bemerkbar, welcher für die Keimbläschen junger Eier so charakteristisch ist (Fig. 19*oe*). Nachdem die Eikerne so weit differenzirt sind, entsteht um sie herum

ein besonderer Plasmahof (Fig. 19 *oe*), der gegen das angrenzende Plasma durch eine schwach angedeutete Membran, deren Entstehung sich Schritt für Schritt verfolgen lässt, geschieden ist.

Jetzt wächst die junge Eizelle sehr schnell heran. Das Keimbläschen wird größer und chromatinreicher; der Nucleolus, welcher häufig mehrere Vacuolen in seinem Inneren aufweist, ist ebenfalls im Wachsen begriffen und das Ooplasma zeichnet sich durch Einlagerung vieler Dotterkörnchen aus (Fig. 17 *oe*). Follikelzellen (*f*) beginnen sich vereinzelt dem jungen Ei anzuschmiegen und versehen es mit weiterem Nährmaterial. Wo die meisten Follikelzellen der Eimembran anliegen, ist auch im Ooplasma die größte Menge von Nährmaterial vorhanden (Fig. 17 und 21, Taf. XX), und es will uns fast scheinen, als wären auf solchen Stadien, wie sie Fig. 17 darstellt, direkte Verbindungen einzelner Dotterkörnchen mit den anliegenden Follikelzellen bemerkbar.

In diesen jungen Ovarien trifft man sehr häufig lebhafte Theilungen der Oogonien. Ich habe in Fig. 20 ein solches Stadium abgebildet, welches außerdem noch eine interessante Eigenthümlichkeit in so fern besitzt, als zwei Keimbläschen in einer Eizelle liegen (*x*).

Wie Fig. 21 zeigt, sind in diesem etwas älteren Ovarium die Eier beträchtlich größer geworden. Es legen sich ihnen nun mehr und mehr Follikelzellen an, und da diese jetzt ausschließlich das Geschäft der Ernährung übernehmen, so schwindet allmählich das Syncytium (Figg. 18, 20 und 21) mit seinem Nährmaterial aus dem Ovarium (Fig. 22), um ausschließlich den mit einem dichten plattenförmigen Follikelepithel umgebenen Eiern Platz zu machen. Aus den Figg. 22 und 23 sieht man deutlich, dass das gesammte Plasma, welches zwischen den Eizellen lag, resorbirt ist. Dieses Stadium ist mit dem eines Hodens in dem Alter vergleichbar, auf welchem die Nährzellen vollständig verbraucht sind und nur Spermatogonien das Innere des Hodenschlauches ausfüllen. Hier können wir sehr häufig die Beobachtung machen, dass einzelne, bereits vollständig ausgebildete Spermatogonien degeneriren und sich aufzulösen beginnen. Es entsteht auf diese Weise eine in kleinen Kügelchen angeordnete Eiweißmasse (auf der Fig. 12 durch Konservirung mit Osmiumgemisch intensiv schwarz gefärbt), welche, genau wie die Nährzellen, von den Spermatogonien resorbirt wird. Dieses würden nach unserer Auffassung echte abortive Spermatogonien sein und den Übergang zu den Nährzellen aufs beste vermitteln.

Um nun auch den Vergleich mit den Zellelementen des Ovariums

vollständiger zu machen, wollen wir ebenfalls nochmals kurz darauf eingehen. Wir hatten bereits die Nährzellen des Hodens mit den Follikelzellen des Ovariums in Beziehung gesetzt; der Vergleich geht aber noch weiter. Ich hatte oben bereits von der protoplasmatischen Grundmasse gesprochen, welche aus dem Zerfall der Nährzellen hervorgegangen war und zur Ernährung der heranwachsenden Eier vollständig verbraucht wurde. In den älteren Ovarien ist diese Masse zwischen den Eiern völlig resorbirt, und es haben sich nur die Follikelzellen, welche das Ei dicht umschließen, erhalten (Fig. 22, Taf. XX). Es ist selbstverständlich, dass sie länger erhalten bleiben als die gleichen Zellen im Hoden, da das Ei erstens ein bedeutenderes Wachsthum nöthig hat als die Samenmutterzelle, und weiterhin ihnen auch die Bildung des Chorions obliegt. Sobald dieses ausgebildet ist, gehen sie ebenfalls zu Grunde. Aber noch eine Übereinstimmung zwischen dem Nährmaterial des Hodens und dem des Ovariums will ich nicht unerwähnt lassen. Ich hatte bereits vorstehend den Zerfall ausgebildeter Spermatogonien zu Nährmaterial beschrieben. Auch in jungen Ovarien kommen ähnliche Processe vor. Wir können häufig bemerken (Figg. 17 und 18, Taf. XX), dass nicht nur Nährzellen aufgelöst werden, sondern auch bereits typische junge Eizellen mit Keimbläschen (Figg. 17 und 18, Taf. XX, *oe'*), so dass auch im Ovarium, genau wie im Hoden, eine große Übereinstimmung in der Herkunft und Verwendung des Nährmaterials besteht. Wir dürfen also ohne Weiteres von abortiven Eizellen sprechen und sie in Vergleich zu den abortiven Spermatogonien des Hodens setzen. Abortive Eizellen und abortive Spermatogonien sind morphologisch und physiologisch gleichwerthig.

Ich habe jetzt noch auf das dritte Zellelement des Ovariums, auf die Follikelzellen, einzugehen. Bereits Anfangs erwähnte ich, dass nach meiner Auffassung, ähnlich wie es für die Insekten dargestellt wurde, bei denen die verschiedenen Zellelemente der Eiröhren mit Einschluss der Follikelzellen aus gleichartigen indifferenten der Endkammer hergeleitet wurden, auch bei den Myriopoden ein indifferentes Zellmaterial vorhanden ist, aus welchem die Ei- und Nährzellen herkommen. Nach meinen Untersuchungen sehe ich mich zu dieser Auffassung wie gesagt genöthigt, bis eine embryologische Untersuchung das Gegentheil bewiesen hat. Meiner Auffassung nach ist es histologisch unmöglich, einen sichtbaren Unterschied zwischen den in der Anlage befindlichen drei Zellelementen des Ovariums, den Ei-, Nähr- und Follikelzellen, so lange sie noch indifferent im

Keimepithel liegen, aufzufinden. Dass bei den Insekten thatsächlich ein Gegensatz zwischen den Keimzellen und den übrigen Zellelementen des Ovariums nachgewiesen werden konnte, wie dies speciell von Seiten HEYMONS' bei *Phyllodromia*[1] geschah, ist hierbei freilich besonders hervorzuheben, obwohl andererseits immer wieder die Herkunft der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums von einer indifferenten Zellmasse angegeben worden ist.

So weist neuerdings PAULCKE (20) in seiner Arbeit ausdrücklich darauf hin, dass bereits seit längerer Zeit von den meisten Autoren die Ansicht ausgesprochen wird, Eizellen, Nährzellen und Epithelzellen gehen aus gleichartigen, indifferenten Elementen hervor. In der Endkammer des Ovariums ist ein Syncytium vorhanden, in dem Kerne liegen, die sämmtlich ein übereinstimmendes Aussehen zeigen. Wir können diese indifferente Keimzone des Ovariums der Bienenkönigin mit dem weiblichen Keimstock von *Lithobius* vergleichen, wenn wir nicht außer Acht lassen, dass der letztere bei Weitem nicht so hoch differenzirt ist wie ein Insektenovarium, sondern an zwei Längsleisten, die das ganze Ovarium durchziehen, jene Keimzonen liegen, die bei den meisten Insekten auf die Endkammer beschränkt sind. Aus diesen indifferenten Keimzonen differenziren sich nun, auch im Ovarium von *Lithobius*, zweierlei Elemente heraus, nämlich erstens Kerne, welche noch für längere Zeit ihren indifferenten Charakter beibehalten und die später dem Follikelepithel den Ursprung geben, und zweitens Kerne, welche eine bläschenförmige Gestalt annehmen, und meistens ein scharf tingirtes Kernkörperchen besitzen, die PAULCKE als Keimkerne oder Ureikerne bezeichnet und aus denen, nach Bildung eines Zellleibes, Eizellen und Nährzellen werden. Auch bei *Lithobius* ist zuerst ein völlig indifferentes Keimlager mit völlig gleichen Kernen vorhanden; an einigen dieser Kerne macht sich in so fern eine Veränderung bemerkbar, als sie durch Substanzaufnahme ein blasiges Aussehen erhalten, dass das Chromatin grobkörniger wird, und dass zumeist ein intensiv sich färbender Nucleolus auftritt (Fig. 19 *oe*, Taf. XX). Erst durch diese Merkmale unterscheiden sie sich von den übrigen Kernen des Keimlagers, mit denen sie übrigens durch zahlreiche Übergänge verbunden sind.

Auf diese Weise kommen im jungen Ovarium sowohl von *Lithobius*, als auch der Bienenkönigin und vieler anderen Thiere zweierlei, ursprünglich aufs Nächste verwandte Kernarten zu Stande, aus denen dann sowohl das Follikelepithel, wie auch die Ei- und Nährzellen entstehen. Was hindert uns also, beide Elemente aufs Nächste verwandt zu erklären?

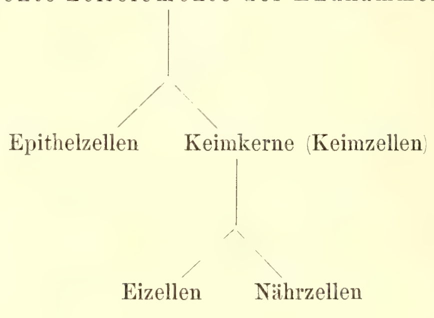
In der Differenzirungszone des Ovariums von *Apis mellifica* entwickeln sich dann allmählich immer deutlicher typische Eizellen, indem die bläschenförmigen Kerne sich mit Plasma umgeben, welches durch Zellgrenzen gegen das Syncytium gesondert wird. Dann treten in der sog. Synapsiszone (siehe PAULCKE) zwischen den Eizellen zahlreiche kleinere Zellen, deren Zellgrenzen sehr bald undeutlich werden und verschwinden, auf, es sind die Nährzellen. Auch sie müssen, wie bei *Lithobius*, aus dem indifferenten Keimlager der Endkammer stammen, müssen also den gleichen Ursprung wie Follikelzellen und Eizellen

[1] RICHARD HEYMONS, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. In: Diese Zeitschr. Bd. LIII. p. 434 bis 537. Taf. XVIII—XX.

haben. Übrigens treten auch an den Nährzellen des *Apis*-Ovariums sehr bald wieder Zellgrenzen auf.

Während PAULCKE dem Follikelepithel bei *Apis* jede ernährende Thätigkeit abspricht, kann es bei *Lithobius* gar keinem Zweifel unterliegen, dass hier thatsächlich das Wachsthum des Eies zum größeren Theil auf die Thätigkeit des Follikels zurückgeführt werden muss, da bereits auf ziemlich jungen Stadien das ganze Nährmaterial aufgezehrt ist.

Nach den Untersuchungen PAULCKE's (20) wird also an *Apis* die bereits von KORSCHELT (14) an anderen Insektenovarien festgestellte Auffassung bestätigt, dass Ei-, Nähr- und Epithelzellen aus gleichartig aussehenden Elementen der Endkammer hervorgehen. Erst in der Synapsiszone erfolgt die Differenzirung dieser Elemente, so dass man sie deutlich von einander sondern kann. Seine Auffassung ergiebt sich aus folgendem Schema:



Wie man sieht, ist die Trennung in Ei- und Nährzellen im Gegensatz zu der Sonderung der Epithel- und Keimzellen eine sekundäre Erscheinung (abortive Eizellen).

Ich habe die Untersuchungen PAULCKE's eingehender besprochen, weil sie gewisse Übereinstimmungen mit den Verhältnissen des *Lithobius*-Ovariums zeigen. Wie mir scheint, lassen auch einzelne neuere Arbeiten über die Geschlechtsorgane der Myriopoden die Annahme möglich erscheinen, dass die Geschlechtsprodukte entwicklungsgeschichtlich aus ähnlichem indifferentem Zellmaterial hervorgehen, wie dies von verschiedenen Autoren für die Insekten behauptet worden ist.

So hat HEYMONS (10) in seiner Untersuchung über die Entwicklung von *Scolopendra* hervorgehoben, dass die Geschlechtszellen erst ziemlich spät in den visceralen Wänden der laterodorsalen Abschnitte der Cölomsäcke nachweisbar sind.

VOM RATH giebt in Übereinstimmung mit HEATHCOTE (9) an, dass bei *Polyxenus* jedes Ei in einer gestielten Kapsel sitzt, welche später gesprengt wird, und dass die Zellen dieser Kapsel unausgebildete Eier sind (25).

Bei *Peripatus* lassen sich nach v. KENNEL[1] die Geschlechtszellen nicht von Anfang an als etwas Distinktes allen übrigen Embryonalelementen gegenüberstellen.

Die Geschlechtsorgane der Collembolen und Thysanuren weisen ebenfalls, wie unter Anderem aus den Beobachtungen von SCHMIDT (26), CLAYPOLE (5)

[1] J. KENNEL, Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg. VIII. Bd. p. 1—93. Taf. I—VI.

und WILLEM (31) hervorgeht, gewisse Übereinstimmungen mit denen der Myriopoden auf.

Am Schluss dieses Abschnittes möchte ich noch kurz einen Vergleich des Ovariums von *Lithobius* mit den Insektenovarien ziehen. Ich zeigte bereits an einem bestimmten Beispiel, dass die oben beschriebenen Vorgänge der Eibildung und Eiernährung gewisse Übereinstimmungen mit denen besitzen, welche in Insektenkeimdrüsen stattfinden. Sie verdienen jedoch noch ein besonderes Interesse, da bei den Myriopoden entschieden einfachere Verhältnisse, speciell in der Eiernährung, vorhanden sind als bei den Insekten. Bei den letzteren haben die Eiröhren dadurch eine Komplikation erfahren, dass die Eier, so weit es Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren, Dipteren und Neuropteren betrifft, durch eine mehr oder weniger große Anzahl von Nährzellen getrennt sind, welche allmählich zur Ausbildung der Eier verbraucht werden, so dass in der einzelnen Eiröhre Ei- und Nährfächer mit einander abwechseln. Die Zellen beider Fächer mitsammt den Follikelzellen stammen aus einem Syncytium von Zellen mit gleichartigen Kernen, dem Endfach, aus dem sie sich durch Ausbildung eines besonderen Plasmahofes allmählich herausdifferenziren (KORSCHELT [14]). Bei *Lithobius* liegen die Verhältnisse in so fern nun noch einfacher, da der Keimstock gleichsam auf der Stufe der Endkammer stehen bleibt und die Nährzellen weiterhin nicht lokalisirt sind, sondern vermischt unter den Eizellen liegen. Der Vergleich mit dem Insektenovarium wird weiterhin dadurch unterstützt, dass zu den Eiern noch Follikelzellen hinzutreten. Wir finden dieselben Elemente wie im Insektenovarium, Ei-, Nähr- und Follikelzellen. Wie dort tritt auch hier zuerst ein Syncytium gleichartiger Zellen auf, und da in diesem Keimfach ebenfalls eine plasmatische Masse liegt, welche sich in ihrem centralen Theil sogar oftmals wie Dottersubstanz verhält, z. B. im Keimfach der Hemipteren und mancher Coleopteren, so kann man diese Masse mit der des *Lithobius*-Ovariums vergleichen und annehmen, dass sie wie diese aus aufgelösten Keimzellen hervorgegangen ist.

Die Scheidung und Differenzirung der erwähnten Zellelemente tritt jedoch in der Insektenendkammer bedeutend später als bei *Lithobius* ein, so dass man gewisse Keimzonen unterscheiden konnte. So hoch differenzirt ist dieses Myriopodenovarium nicht, da weder Endkammer noch Ei- und Nährfächer vorhanden sind, sondern die Eizellen, wie auch Nähr- und Follikelzellen im ganzen Verlauf des Ovariums, wenn auch auf die ventrale Wand beschränkt, entstehen können.

Ähnliche Verhältnisse, welche direkt zu den Myriopodengeschlechtsorganen überleiten, finden wir bei den apterygoten Insekten. In dem Ovarium von *Anurida maritima* liegt nach den Untersuchungen von CLAYPOLE (5) das Keimlager nicht im Vorderende der Eiröhre, wie bei den meisten Insekten, sondern lateral weit nach hinten, wie wir dies in gewisser Hinsicht auch bei *Lithobius* nachweisen konnten; nur dass es sich hier durch das ganze Ovarium an der visceralen Wand entlang erstreckt. Im jungen Ovarium liegen wie bei *Lithobius* Plasmamassen, welche in vielen Fällen noch ein stark degenerirtes Keimbläschen haben, so dass sie als abortive Eizellen aufgefasst werden können, inmitten der Röhre. Aus dem Keimlager, welches wie bei der von uns untersuchten Form aus einem Syncytium besteht, entstehen Zellstränge von 6—9 anfänglich gleichartigen Zellen, von denen eine sich zur Eizelle entwickelt, während die anderen als Nährmaterial der Auflösung unterliegen. Neuerdings sind von WILLEM, welcher die Ovarien verschiedener Collembolen und Thysanuren untersucht hat, über die Auffassung der Ei- und Nährzellen in denselben von CLAYPOLE abweichende Angaben gemacht worden, jedoch berühren sie unser Thema zu wenig, als dass wir näher darauf einzugehen nöthig hätten (5).

Wie wir jedoch gesehen haben, bieten die Insektenovarien mit dem des *Lithobius* gewisse Übereinstimmungen, welche durch die verhältnismäßig einfach gebauten Apterygotenovarien vermittelt werden. Letztere lassen sich auf das *Lithobius*-Ovarium zurückführen, was noch auffälliger wird, wenn wir die allmähliche Ausbildung des letzteren verfolgen und sehen, wie sich hier derselbe Differenzirungsvorgang bemerkbar macht, wie wir ihn in der Eiröhre der Insekten von der Endkammer nach hinten verfolgen können. Das sehr junge Ovarium von *Lithobius* besteht aus einem Syncytium gleichartiger Zellen. Dann tritt die Sonderung dieser Zellen durch Bildung der Zellgrenzen ein. Schließlich erfolgt die Differenzirung in Ei- und Nährzellen, von denen die ersteren schließlich von Follikelzellen umgeben werden, während die Nährzellen zu Grunde gehen. Dieser Process erfolgt in den Eiröhren der Insekten, genau in Zonen gesondert, hinter einander.

So ist nicht zu bezweifeln, dass das *Lithobius*- und manche Insektenovarien große Übereinstimmungen in der Bildung und Verwendung ihrer Zellelemente aufweisen, jedoch so, dass das erstere aber entschieden für das Einfachere und Ursprünglichere angesehen werden muss.

1) In den jungen weiblichen Keimdrüsen bilden, wie in der Endkammer der Insekteneiröhren, sämmtliche Zellelemente ein Syncytium.

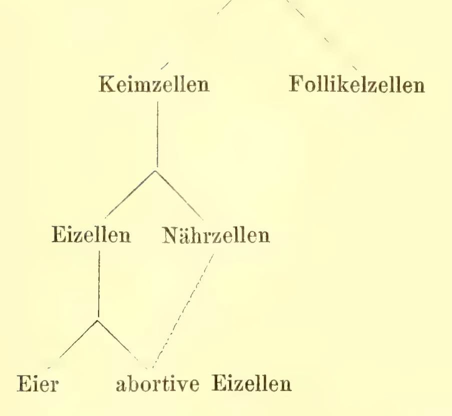
2) Dieses Syncytium wird größtentheils von den heranwachsenden Eiern als Nährmaterial verbraucht.

3) Die Entstehung desselben lässt sich zurückführen auf die Auswanderung und Auflösung indifferenter Zellen aus dem Keimepithel.

4) Aus demselben indifferenten Zellmaterial des Keimepithels entstehen Keimzellen, welche zu Ei- und Nährzellen werden; außerdem liefert es noch Follikelzellen.

5) Typische Eizellen werden vielfach als Nährmaterial verbraucht, so dass wir in den Nährzellen des *Lithobius*-Ovariums echte abortive Eizellen vor uns haben.

Genealogie der Zellelemente des Ovariums von *Lithobius forficatus*.



Die vorstehenden Untersuchungen haben sich zum großen Theil mit dem Nachweis des Vorhandenseins von Nährzellen im Hoden (und im Ovarium) von *Lithobius* beschäftigt. Es läge also nahe, über die Bedeutung der Nährzellen des Hodens noch im Allgemeinen zu handeln, jedoch bin ich dieser Mühe bis zum gewissen Grade enthoben, da erstens in dem in Kürze erscheinenden allgemeinen Theil der zweiten Auflage des Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte von Korschelt und Heider eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Thiere erfolgt und weiterhin Peter (21) bereits eine Zusammenstellung der einschlägigen Litteratur, wenn auch

hauptsächlich in Bezug auf Wirbelthiere, gegeben hat. Einige Punkte dieser letzteren Arbeit wollen wir uns jedoch zum Verständnis vorstehender Zeilen etwas näher ansehen. PETER hat die männlichen Geschlechtsdrüsen von Hecht, Barsch und Schleihe auf Nährzellen untersucht und kommt unter Anderem zu der Ansicht, dass wohl die Nährzellen aus Spermatogonien hervorgehen möchten, da sich histologisch alle Übergänge zwischen ihnen nachweisen ließen. Für den Hoden von *Lithobius* kann ich mich dieser Auffassung nur in so weit anschließen, als ich ebenfalls an den gemeinsamen Ursprung beider Elemente aus dem Keimepithel glaube, jedoch niemals die Umwandlung einer typischen Spermatogonie in eine Nährzelle im Sinne PETER's beobachtet habe. Größere Ähnlichkeit mit diesem letzteren Falle würde der von mir beobachtete Zerfall ausgebildeter Spermatogonien im Nährmaterial haben (vgl. Fig. 12, Taf. XIX).

Auch bei den Wirbelthierhoden finden sich viele Angaben, dass die Nährzellen nicht durch Zellgrenzen von einander abgegrenzt sind, sondern ein Syncytium bilden, wie ich es bei *Lithobius* mit aller Deutlichkeit nachzuweisen vermochte. Ich habe mich nur gescheut, für dieses Plasma den Namen Intercellularsubstanz zu verwenden, da man darunter gewöhnlich etwas Anderes versteht. Trotzdem findet man diese Bezeichnung in vielen Arbeiten über Wirbelthierspermatogenese.

Wir haben bereits auf sehr frühen Stadien der Spermatogenese bei *Lithobius* nachgewiesen, dass die jungen Spermatogonien, nachdem sie kaum ihre Keimstätte verlassen hatten, sofort von den Nährzellen umgeben wurden. So durchlaufen sie nahezu ihre ganze Entwicklung unter Beihilfe der Nährzellen, was mit dem Verhalten nicht nur bei anderen Wirbellosen, sondern auch Wirbelthieren übereinstimmt.

PETER (21) weist in seiner Zusammenfassung darauf hin, dass die Intercellularsubstanz zwischen den Spermatogonien und Spermatocyten aufs innigste mit den Fußzellen im Zusammenhang stehe, dass die Intercellularsubstanz demnach ein Theil des Protoplasmas der Fußzellen sei und demnach »die Samenelemente in jedem Stadium ihrer Entwicklung mit den Nährzellen in Verbindung stehen und nicht erst während des Herunterwanderns in die Füße (bei Amnioten) diese Verbindung eingehen«. Das Gleiche gilt für *Lithobius forficatus.*

Nach meinen Untersuchungen an dieser Form kann es gar keinem Zweifel unterliegen, wie ich schon mehrmals hervorgehoben habe, dass Spermatogonien und Nährzellen desselben Ursprunges sind. Sie stammen beide aus dem Keimepithel des Hodens. Bezüglich der Wirbelthiere gehen bei den einzelnen Autoren die Ansichten darüber noch aus einander. So sind NUSSBAUM (19), JUNGERSEN (13) und BENDA (1) z. B. der oben angegebenen Ansicht, während andererseits BROCK (4) die Follikelzellen der Knochenfische mit den Zellen des Zwischengewebes identificirt und sie von dem Stroma, dem gewöhnlichen embryonalen Bindegewebe der Geschlechtsanlage, das aus demjenigen der mit Peritonealepithel bekleideten Genitalfalte entsteht, ableitet. Außerdem hat SEMON (27), um noch einen Fall zu erwähnen, die Ansicht vertreten, dass die Follikelzellen beim Hühnchen von den Genitalsträngen herzuleiten sind (siehe PETER, p. 193 und 194). Wenn nun auch PETER die Auffassung der letzteren Autoren mit Recht verwirft, so geht er meiner Meinung wieder in seiner Ansicht zu weit, wenn er behauptet, dass die phylogenetische Entwicklung der Nährzellen bei den Evertebraten deutlich genug bewiese, dass sie nur besonders umgestaltete Ursamenzellen seien. Die auswandernden Zellen des Keimepithels haben meiner Auffassung nach einen ganz indifferenten Charakter und können sich einestheils zu

Nährzellen, anderentheils zu Spermatogonien entwickeln. Haben sie sich jedoch erst einmal so weit specialisirt, so können sie sich nicht in einander zurückverwandeln, und umgekehrt z. B. aus einer Nährzelle eine Spermatogonie werden.

Ich glaube daher, dass die Nährzellen des *Lithobius*-Hodens bei ihrer Entstehung einen völlig indifferenten Charakter tragen und nicht als umgestaltete Ursamenzellen aufzufassen sind, wobei ich von den zerfallenden (abortiven) Spermatogonien absehe, welche ebenfalls als Nährelemente Verwendung finden.

Wir haben das Gebiet der Nährzellenbildung, so weit es den Wirbelthierhoden betrifft, nur gestreift, müssen jedoch auf das Verhalten der Wirbellosen nach dieser Hinsicht etwas näher eingehen. Es treten hier nicht nur Samen- und Nährzellen auf, sondern die Verhältnisse werden dadurch unübersichtlicher, dass mitunter überhaupt keine Nährelemente vorhanden sind, mitunter solche ohne Kerne, also aus reinem Plasma bestehend, und schließlich typische Nährzellen auftreten können, PRENANT (24).

Zu der ersteren Gruppe ohne Nährelemente rechnet PRENANT auch die Myriopoden. Dass dieses für *Lithobius* keineswegs zutrifft, habe ich in dieser Arbeit eingehend nachgewiesen (gegen GILSON [7]).

Wenn im Hoden von *Lithobius* noch späterhin, nachdem die eigentlichen Nährzellen sämmtlich verbraucht sind, sich ausgebildete Spermatogonien auflösen und zur Ernährung ihrer Schwesterzellen beitragen, so stimmt dieses mit den Untersuchungen JENSEN's (12) an dem Mollusk *Triopa clavigera* überein, wo der gleiche Vorgang vermittels degenerirender Samenzellen stattfindet, wie bei *Lithobius forficatus*. In dieser Beziehung lassen sich beide Formen gut mit einander vergleichen. Abweichend sind die Angaben BLOOMFIELD's (2) bei *Lumbricus* und PLATNER's (22) bei Pulmonaten, dass die Nährzellen sich direkt aus Spermatogonien entwickeln sollen. Ob diese Auffassung richtig ist, entzieht sich meiner Beurtheilung.

GILSON (7) hat bei Arthropoden, speciell bei Crustaceen, die Nährzellen eingehender studirt und ist zu ähnlichen Resultaten gekommen wie ich bei *Lithobius*, d. h. er fand, dass die Nährzellen wohl denselben Urprung haben wie die Spermatogonien, jedoch nicht aus ihnen hervorgehen, sondern unabhängig von denselben entstehen. Ob die »VERSON'sche Zelle« der Insekten eine ähnliche Verwandtschaft mit dem Keimepithel besitzt, wie die Nährzellen der übrigen Arthropoden, muss die Zukunft lehren. Wahrscheinlich ist es jedenfalls.

Im Allgemeinen kann man wohl mit den verschiedenen Autoren derselben Ansicht sein, dass wir es in den meisten Fällen, wo Nährzellen im Hoden sowohl der Wirbelthiere als Wirbellosen auftreten, mit denselben physiologisch gleichwerthigen Gebilden zu thun haben, so dass die SERTOLI'schen Zellen der Wirbelthiere, die Follikel- oder Cystenzellen, die Basalzellen, Cytophor, Blastophor, Spermatophor, VERSON'sche Zellen etc. sämmtlich unter den Begriff der »Nährzelle«, d. h. nur im physiologischen Sinne, fallen. Hierüber dürfen wir von weiteren Untersuchungen gewiss noch manche interessante Aufschlüsse erwarten. Die Myriopoden treten jedenfalls aus ihrer Ausnahmestellung anderen Arthropoden und Wirbellosen gegenüber heraus und sind, wie die vorstehenden Mittheilungen gezeigt haben, denjenigen Wirbellosen zuzurechnen, die sich im Besitz von Nährzellen befinden.

Nach Abschluss dieser Abhandlung liegt mir eine soeben erschienene Arbeit von HEYMONS (11) über die Entwicklung von *Scolo-*

pendra vor, die in wünschenswerther Weise die Lücken unserer Kenntnis über die embryonalen Verhältnisse der Geschlechtsorgane der Myriopoden ausfüllt.

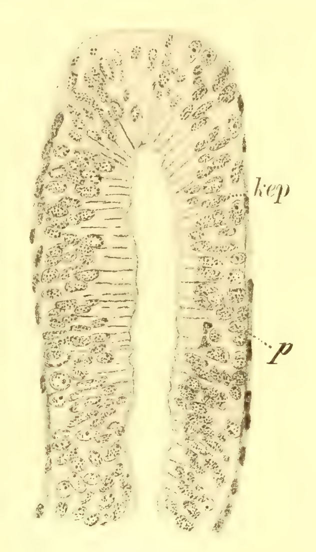
Da meine Arbeit druckfertig ist, so sehe ich von der Umarbeitung jener Stellen des Textes ab, an denen von mir verschiedentlich der Wunsch ausgesprochen wurde, zur sicheren Beurtheilung der Histologie der jungen Lithobiuskeimdrüse eine genauere embryologische Untersuchung der Chilopodengeschlechtsorgane, wie sie uns jetzt in der Arbeit von HEYMONS vorliegt, zu besitzen. Ich sehe um so lieber davon ab, da eine durchgehende Übereinstimmung zwischen den Auffassungen HEYMONS und den meinigen besteht.

Die Anlage der Geschlechtsorgane von *Scolopendra* findet nach HEYMONS aus den dorsalen Theilen der Ursegmente statt. Sie besteht aus zwei, dicht neben einander liegenden Röhren, welche durch Dissepimente gekammert sind und so noch längere Zeit deutlich auf ihre Entstehung aus dem Cölom der Leibeshöhle hinweisen. Diese beiden abgeplatteten Genitalsäcke, welche zwischen Rückengefäß und Darm liegen, verschmelzen zu einer unpaaren Röhre. Sehr frühzeitig lassen sich in ihr größere Zellen unterscheiden, welche, wie HEYMONS richtig vermuthet, zu den männlichen und weiblichen Fortpflanzungszellen werden. Da sie indessen auf diesen embryonalen Stadien noch nicht als Genitalzellen erkennbar sind, weil aus ihnen sowohl Geschlechtszellen als auch Follikelepithelzellen hervorgehen, so bezeichnet sie HEYMONS ganz zutreffend als Genitalepithelzellen, welche mit den indifferenten Zellen des Keimepithels in den Genitaldrüsen der von mir untersuchten Form identisch sind.

Nach HEYMONS sollen die Genitalepithelzellen bei *Scolopendra* hauptsächlich an der ventralen Seite der beiden Genitalröhren auftreten. Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, trifft dieses Verhalten bei *Lithobius* nur für die weibliche Keimdrüse zu, während die männliche Genitalröhre eine allseitige Einwanderung der Keimzellen erkennen lässt. Kleinere Zellen, welche die Genitalepithelzellen umgeben, werden späterhin zur Muscularis. Für *Lithobius* gilt das gleiche Verhalten; auch ich habe die Umwandlung dieser Zellen in die vorerwähnte Schicht beobachtet.

Beifolgende Textfig. 3 lässt die von HEYMONS für *Scolopendra* angegebene epitheliale Anordnung der Genitalepithelzellen ganz in gleicher Weise auch für *Lithobius* erkennen (*kep*). Histologische Unterschiede sind an diesen Zellen nicht bemerkbar, worauf ich im Vorstehenden mehrfach hingewiesen habe.

Auch bei *Lithobius* kommt es erst nach Beendigung der Embryonalentwicklung zur erkennbaren Sonderung von Genitalzellen aus dem indifferenten Keimepithel, so dass eine frühzeitige Differenzirung der Keimzellen, wie wir sie von vielen Insekten (Dipteren, Dermapteren, Chrysomeliden etc.) kennen, nicht festzustellen ist. Während in diesen letztgenannten Keimdrüsen bereits eine frühzeitige Sonderung der sog. propagatorischen Zellen, welche die Fortpflanzungselemente liefern, von somatischen Zellen, die nur Follikelepithel zu bilden vermögen, stattfindet, konnte sowohl von HEYMONS bei *Scolopendra*, als auch von mir bei *Lithobius* ein solcher Nachweis nicht erbracht werden, wenn ich auch trotzdem mit HEYMONS in der Annahme frühzeitiger Sonderung der Keimzellen übereinstimme, obwohl ein direkter Nachweis bei diesen beiden Formen nicht möglich war. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass aus dem indifferenten Keimepithel (Genitalepithelzellen HEYMONS) sowohl Geschlechtszellen, als auch Follikelzellen hervorgehen.



Textfig. 3.
Längsschnitt durch die Anlage einer jungen Keimdrüse von *Lithobius forficatus*. *kep*, Keimepithel; *p*, Peritonealepithel. ZEISS' Apochr. 2 mm (Apert. 1,40) und Oc. 2. (Tubuslänge 16 cm.)

Meine Ergebnisse stimmen sonach mit denen HEYMONS' vollständig überein, worauf ich zum Schluss dieser Abhandlung nochmals hingewiesen haben möchte. Es lag ursprünglich in meiner Absicht, die embryonale Entstehung der Geschlechtsorgane von *Lithobius* auf das Vorkommen frühzeitiger Sonderung der Geschlechtszellen zu untersuchen, was nun durch die Abhandlung HEYMONS' nicht mehr als unbedingt nothwendig erscheint. Was ich von jüngeren Genitalröhren von *Lithobius* gesehen habe, weist eine so weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden HEYMONS' an *Scolopendra* auf, dass wohl der Schluss auf ihre weitere Übereinstimmung betreffs der Anlage der Genitalzellen erlaubt sein kann.

Marburg i. H., Juli 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. C. Benda, Die neuesten Publikationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Intern. Centralbl. f. d. Physiologie u. Pathologie der Harn- u. Sexualorgane. Bd. I. 1890.
2. Bloomfield, On the development of the Spermatozoa. Part. I. Lumbricus. Quart. Journ. of micr. Sc. 1880.
3. P. u. M. Bonin, Sur la présence et l'évolution des formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales de Lithobius forficatus. Bibliogr. anat., ann. 1899.
4. J. Brock, Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1881.
5. Angnes Mary Claypole, The Embryology and Oögenesis of Anurida maritima. Journ. of Morphology. Vol. XIV. 1898.
6. M. Fabre, Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriopodes. In: Ann. Sc. nat. 4. sér. Zool. Tom. III. 1855.
7. G. Gilson, Étude comparée de la Spermatogénèse chez les Arthropodes. La cellule. Tome I, II, IV. 1884—1887.
8. Aug. Garbe, Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 4. Heft. 1901.
9. F. G. Heathcote, The post-embryonic Development of Iulus terrestris. Proc. R. Soc. London. Vol. XLIII. p. 243—245.
10. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsberichte der königl. Akad. der Wiss. Berlin. XVIII. 1898.
11. —— Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. Heft 33. 2. u. 3. Lief. Stuttgart 1901.
12. O. S. Jensen, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.
13. H. F. E. Jungersen, Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. a. d. zool. Institut zu Würzburg. IX. 1889.
14. E. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 4. Heft. 1886.
15. Fr. Leydig, Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrbücher. Morph. Abth. III. Bd. p. 287—432.
16. —— Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn.
17. H. Ludwig, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.
18. Fr. Meves u. R. v. Korff, Zur Kenntnis der Zelltheilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. Heft 3. 1901.
19. M. Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.
20. Wilh. Paulcke, Über die Differenzirung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (Apis mellifica ♀). Zool. Jahrbücher. Anat. und Ontogenie. Bd. XIV. 2. Heft. 1900.
21. Karl Peter, Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII. 1899.
22. G. Platner, Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Ebenda. Bd. XXV. 1885.

23. PRENANT, Recherches sur la Signification des Elements du Tube séminifère adulte des Mammifères. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1887.
24. —— Sur la signification de la cellule accessoire du testicule. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. XXVIII. 1892.
25. O. VOM RATH, Zur Biologie der Diplopoden. Ber. Naturw. Ges. Freiburg. Bd. V. p. 161—199. 1891.
26. PETER SCHMIDT, Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.
27. R. SEMON, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Jen. Zeitschr. XXI (XIV). 1887.
28. FR. STEIN, Über die Geschlechtsverhältnisse der Myriopoden. MÜLLER's Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 238. 1842.
29. FR. STUHLMANN, Die Reifung des Arthropodeneies. Bericht der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. I. 1886.
30. VOIGT u. YUNG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. II.
31. VICTOR WILLEM, Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Bruxelles 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ch, Chorion;
d, Dotter;
dk, degenerirende Kerne;
ewk, Eiweißkugeln;
f, Follikelepithel;
idfz, indifferente Zellen;
k, Kern;
kbl, Keimbläschen;
kf, Keimfleck;
kep, Keimepithel;
krn, Kernmembran;
ms, Muscularis;
n, Nucleolus;
nz, Nährzelle;
oe, Ovarialeier;
oe', abortive Eier;
p, Peritonealhülle;
rm, Ringmuskulatur;
sp, Spermatozoen;
spc, Spermatocyten;
spg, Spermatogonien;
spt, Spermatiden;
st, Stroma;
ukz, Urkeimzellen;
vac, Vacuolen;
zmb, Zellmembran.

Sämmtliche Figuren sind unter Benutzung des ABBE'schen Zeichenapparates entworfen. Jeder Zeichnung ist die entsprechende Vergrößerung beigefügt worden.

Tafel XIX (Spermatogenese).

Fig. 1. Längsschnitt durch einen noch undifferenzirten Hoden von *Lithobius forficatus*. Länge des Thieres ungefähr 5 mm, Hodenlänge 1 mm. Das Innere des Hodens ist von einem Syncytium gleichgroßer Zellen erfüllt. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Wand eines etwas älteren Hodens wie Fig. 1. Länge des Thieres ungefähr 6 mm, Hodenlänge 1,5 mm. Bildung der Spermatogonien (*spg*). ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert.

Fig. 3. Keimepithel desselben Hodens. Keimzellen (*spg*) in lebhafter Karyokinese. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Hoden eines 7—10 mm langen Thieres. Die Kerne der zukünftigen Spermatogonien (*spg*) wandern unter Mitnahme von Protoplasma in Form von Strängen in das Innere des Hodens hinein. LEITZ, Immers. 1/12 und Oc. 4.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Hoden eines etwas älteren Thieres wie Fig. 4. Die stark vergrößerten Spermatogonienkerne (*spg*) ordnen sich in Längs-

reihen an. Zu beiden Seiten liegen große Mengen von Nährzellen (*nz*). Leitz, Immersion 1/12 und Oc. 4.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Hoden eines 10—12 mm langen Thieres. Die Spermatogonienkerne haben sich stark vermehrt und liegen in Längsreihen angeordnet hinter einander. Die Nährzellen (*nz*) beginnen sich zurückzubilden. Leitz, Immersion 1/12 und Oc. 4.

Fig. 7. Längsschnitt durch den Hoden eines 12—14 mm langen Thieres. Das Syncytium der Spermatogonien (*spg*) beginnt im Längsverlauf der Reihen Zellgrenzen zu bilden. Nährzellen (*nz*) fast vollständig verbraucht. Zeiss, Obj. D, und Comp.-Oc. 4.

Fig. 8. Mittlerer Theil aus einer längsgeschnittenen Hodenröhre eines 14 bis 18 mm langen Thieres. Die queren Zellgrenzen der Spermatogonien (*spg*) beginnen sich auszubilden. Zeiss, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

Fig. 9. Die Spermatogonien in ihrem Übergang zu dem Spermatocytenstadium I. Ordnung. Sämmtliche Zellen sind stark herangewachsen. Zeiss, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

Fig. 10. Längsschnitt durch einen reifen Hoden von *Lithobius forficatus*. An der Peripherie liegen Spermatogonien (*spg*), Spermatocyten (*spc*) und Spermatiden (*spt*). In der Mitte des Hodens liegen längsverlaufende Bündel von Spermatozoen (*sp*). Zeiss, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Hoden vom Stadium *7—9*. Säulenförförmige Anordnung der Spermatogonien (*spg*). Zeiss, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 12. Stück eines Hodens mit Nährmaterial (*ewk*), welches durch Auflösung von Spermatogonien entstanden ist. Zeiss, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

Fig. 13 u. 14. Spermatogonie und Oogonie mit ihren Nährzellen. Leitz, 1/12, homog. Immers. und Comp.-Oc. 6.

Tafel XX (Oogenese).

Fig. 15. Keimepithel eines jungen Ovariums von *Lithobius forficatus*. Einwanderung der Nährzellen (*nz*). Zeiss, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 16. Keimepithel aus der ventralen Wand eines jungen Ovariums. Die Abgrenzung der Zellen des Keimepithels gegen das Innere des Ovariums ist deutlich sichtbar. Zeiss, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 17. Junges Ei (*oe*) mit einigen anliegenden Follikelzellen (*f*). Zeiss, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 18. Längsschnitt durch das Ovarium eines jungen *Lithobius* (5—7 mm). Das Innere ist mit Nährzellen erfüllt. Zu Grunde gehende Oogonien gehen ebenfalls noch in Nährmaterial (*oe'*) über. Zeiss, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 19. Sehr kleine Eier (Oogonien) aus der Nähe des Keimepithels. Zeiss, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Ovarium vom Stadium der Fig. 18. Entstehung der Oogonien aus der ventralen Wand der Keimdrüse. In *x* ein Ei mit zwei Keimbläschen. Zeiss, homog. Immers. 2,0 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 21. Dessgleichen. Die Eier sitzen auf Stielen an den beiden längsverlaufenden Keimleisten (*I* und *II*). Zeiss, homog. Immers. 2,0 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 22. Querschnitt durch ein älteres Ovarium von *Lithobius* (Länge des Thieres 10—12 mm). Das Nährmaterial ist verbraucht. Follikelepithel (*f*) sehr gut sichtbar. Zeiss, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 23. Längsschnitt durch ein Ovarium in demselben Alter wie Fig. 22 mit degenerirenden Oocyten (*oe'*). Zeiss, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 24. Stück eines völlig reifen Eies von *Lithobius forficatus*. Chorion und Follikelepithel (*ch* und *f*) sehr deutlich. Zeiss, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

La cassa del timpano, il labirinto osseo ed il fondo del condotto auditivo interno nell' uomo adulto.

Tecnica di preparazione ed osservazioni anatomiche.

Per il

Dott. **Angelo Ruffini,**

Libero docente d'Istologia normale e Settore-capo.

(Istituto anatomico della R. Università di Siena [Prof. S. BIANCHI]).

Con tavola XXI e 11 figure nel testo.

Portare un nuovo contributo alla tecnica di preparazione della sfera media ed interna dell' Organo dell' udito nell' adulto non parrà certo cosa superflua quando specialmente si consideri che alla mancanza di un procedimento tecnico semplice ed accessibile alla mano di tutti, noi dobbiamo la trascuratezza di questo studio, così interessante, dalla universalità dei nostri studenti e, diciamolo pure francamente, dalla maggior parte dei cultori stessi delle discipline anatomiche.

GIUSEPPE HYRTL[1], che possiamo riguardare come uno dei più competenti sull' anatomia dell' orecchio, scriveva queste parole: «Voler arrivare a conoscere chiaramente ed internamente l'orecchio interno, l'ominosus labyrinthus, in altre ossa temporali che non siano quelle di bambini, è una vana speranza.» E sebbene molti anni siano trascorsi da quel tempo, tuttavia noi anche oggi potremmo ripetere le stesse parole, senza tema di essere smentiti.

Anche ADAMO POLITZER[2] asserisce che l'osso temporale dell'adulto si presta assai male per una buona preparazione del labirinto, quindi consiglia, come fa lo stesso HYRTL, di ricorrere ad ossa temporali di neonati.

[1] G. HYRTL, Manuale di dissezione pratica ecc. Trad. ital. di G. BASSI. Bologna 1886.

[2] A. POLITZER, La dissection anatomique et Histologique de l'Organe auditif de l'homme etc. Traduct. d. F. SCHIFFERS. Paris 1898.

Questo principio è stato fin qui consacrato, direi quasi, dall' uso; tanto che la massima parte delle figure che osserviamo negli atlanti anatomici e nei migliori e più estesi trattati di anatomia normale (Calori, Heitzmann, Gegenbaur, Schwalbe, Quain, Testut, Romiti ecc.) sono state ritratte appunto da preparazioni fatte nel neonato.

Senza mettere in dubbio che il materiale preso dai neonati sia per molti riguardi eccellente, dobbiamo tuttavia riconoscere che al-l'epoca della nascita la maggior parte delle conformazioni e dei rapporti, specialmente del labirinto, non hanno toccato quel grado di sviluppo, di perfezione e di stabilità che osserviamo nell' adulto. Ed io attribuisco specialmente a questa cagione le differenze talvolta notevoli, ed altrimenti inconcepibili, che si trovano fra i diversi Autori nel modo di descrivere, e quindi di concepire, questa o quella parte dell' Organo dell' udito.

Nel fare un esame delle diverse descrizioni che i singoli trattatisti hanno date del labirinto, ci siamo potuti convincere essere meglio rispondenti al vero quelle fatte precisamente sulla guida di preparazioni tolte dall' adulto, come accade di notare nel Trattato del Testut, il quale, a questo proposito, mi è sembrato il più esatto.

I conati degli anatomici per usufruire di questo materiale su larga scala, sono riesciti finora infruttuosi, per mancanza appunto di un metodo che lo abbia potuto rendere di uso facile, costante e sicuro.

Il metodo della bollitura in una soluzione di potassa caustica, offre dei risultati non sempre costanti, riguardo al grado di penetrazione della soluzione medesima. Difatti è facile che questa penetri o poco, o troppo; nel primo caso per non aver ottenuto l'intento, ci troveremo dinanzi le stesse difficoltà offerteci da un osso non sottoposto al rammollimento; nel secondo caso, l'osso diventato troppo molle, può, durante le manovre di preparazione, subire delle torsioni, le quali inevitabilmente produrranno mutamenti artificiali nella posizione delle diverse parti. E quando anche si riesca, dopo molte prove e lunga pratica, ad evitare questi inconvenienti, col processo ricordato non si potrà mai evitare che l'osso acquisti quell' antiestetico color giallo, che non può non offendere il senso artistico di ogni preparatore dotato di buon gusto.

Il getto del labirinto, o di qualunque altra parte dell' Organo dell' udito, con una fra le così dette masse da corrosione, mentre serve bene per darci un' idea della forma e della posizione delle

diverse parti, non potrà certo servirci allo scopo di conoscere le particolarità di struttura delle cavità labirintiche.

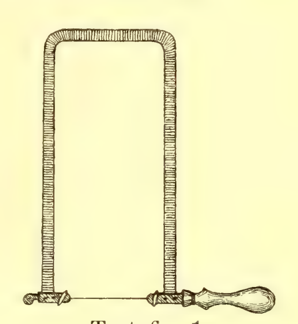
Per lo studio adunque del labirinto osseo abbiamo; 1) metodi diretti a porre in evidenza la sua conformazione, o meglio il suo insieme, 2) metodi diretti a farci conoscere le piú dettagliate particolarità anatomiche delle sue cavità, non che i rapporti reciproci che queste hanno fra loro.

Mentre coi metodi del primo ordine (getto con masse da corrosione, isolamento del labirinto nel neonato) si è raggiunto completamente l'intento, non possiamo dire altrettanto dei metodi del secondo ordine.

Il mio scopo è appunto quello di portare un notevole contributo a questo riguardo.

Le seghe arcuate o, come si chiamano fra noi, le seghe da traforo, sono i soli istrumenti che possono servire al nostro scopo.

L'impiego della sega da traforo (fig. 1) non è certamente una cosa nuova nella tecnica anatomica, ma nessuno era riescito finora ad adoperarla in modo così efficace da ottenerne dei risultati quali a me è stato facile ottenere in brevissimo tempo e colla massima facilitá. Mentre ad es. troviamo proposto questo istrumento nel recente trattato di tecnica del POLITZER[1] vediamo poi come egli stesso ne faccia un uso molto limitato e finisca per consigliare le rocche dei neonati per una buona preparazione del labirinto. Io per contro nel preparare specialmente la cavità del vestibolo e quella della chiocciola nell' adulto, che sono le cavità più irte di particolari anatomici, non faccio uso che della sola sega da traforo, senza ricorrere al sussidio di lime, bulini ecc.


Testofig. 1.
Sega da traforo, nella proporzione di 1/10. Questo è il modello che più si presta per la preparazione del labirinto.

La sottigliezza e la pieghevolezza di questo istrumento ci permettono di poterlo manovrare in modo da seguire facilmente tutti i giri e le anfrattuosità della parte ossea dell' Organo dell' udito e da mettere in luce le più piccole ed oscure particolarità del medesimo. Tanto lo strato diploetico, quanto quello lapideo della rocca, vengono segati colla stessa facilità ed eleganza. Altro non piccolo vantaggio

[1] A. POLITZER, l. c.

della sega da traforo è quello di dare una perdita quasi insignificante di sostanza ossea sulla linea di taglio e ciò appunto per la sua estrema sottigliezza.

Gli altri istrumenti che devono servirci sono: una morsetta, una piccola sgorbia ed un martello. L'uso di questi due ultimi è, come vedremo, limitatissimo.

Quindi per ciò che riguarda l'istrumentario, credo d'aver raggiunta la massima semplicità.

Io farò più avanti una dettagliata descrizione di tutti i tagli da praticarsi per ottenere alcuni dei preparati del labirinto osseo e preferibilmente di quelli che dimostrano le particolarità anatomiche da me poste in evidenza, tuttavia credo utile indicare qui quali siano quelli, per così dire, fondamentali, che ci dovranno servire come cardini nella preparazione del vestibolo e della chiocciola nell' adulto.

1⁰. — I tagli combinati come al prepar. VI, ci mostreranno specialmente la forma del vestibolo, la sua parete interna e molte altre particolarità, di cui dirò più dettagliatamente nel paragrafo relativo (Fig. III).

2⁰. — La parete esterna del vestibolo ci apparirà in tutta la sua chiarezza, eseguendo un taglio come è dimostrato dalle Fig. IV ed VIII.

3⁰. — Le pareti: anteriore e posteriore del medesimo si possono mettere in chiaro con un solo taglio, come è detto al prepar. VII (Fig. I, *A*, *B*.)

4⁰. — Come pure con un sol taglio (prepar. VIII) è facile vedere le pareti: superiore ed inferiore del vestibolo stesso, non che i suoi rapporti colla chiocciola (Fig. II, *A*, *B*).

5⁰. — Nei preparati IV e V è descritta la facile combinazione di tagli, che servono a dimostrarci il decorso del canale osseo cocleare ed il punto preciso della parete interna della cassa del timpano, dove corrisponde la punta della chiocciola (Fig. VI e VII).

6⁰. — Nel prepar. IX finalmente noi troveremo le indicazioni per dimostrare con tutta chiarezza la disposizione del fondo del condotto auditivo interno ed altre molte particolarità anatomiche del vestibolo e della chiocciola (Fig. VIII, IX, X).

Perchè la descrizione dei molteplici procedimenti tecnici, onde ottenere questo o quel preparato, riesca omogenea, facile ed utile allo studioso, mi pare indispensabile descrivere dettagliatamente ogni preparato a sè, ponendo nello stesso tempo in rilievo le particolarità

anatomiche che in ciascuno di essi vengono messe in evidenza. Restringerò questa descrizione a quei soli preparati che mi sembrano i più efficaci a farci conoscere l'anatomia della cassa del timpano, delle diverse parti del labirinto osseo e del fondo del condotto auditivo interno. Contenendomi dentro questi limiti, raggiungerò il duplice scopo: di essere breve e di porgere allo studioso quelle immediate indicazioni, che gli serviranno a potere in breve tempo controllare l'efficacia della tecnica e la verità delle mie osservazioni anatomiche. Lo stesso concetto mi ha guidato nella scelta delle figure, che rappresentano il vero con scrupolosa fedeltá. Così riescirá facile chiarire qualche oscurità, che eventualmente potrebbe incontrarsi nel leggere la descrizione tecnica dei singoli preparati anatomici.

A questa descrizione farà seguito un altro capitolo, nel quale dirò brevemente di alcuni rilievi anatomici che sono capitati sotto la mia osservazione, preparando la sfera interna ossea dell' organo dell'udito nell' adulto. Tali osservazioni anatomiche si riferiscono specialmente: 1) alla conformazione e direzione della cavità del vestibolo ed ai rapporti delle sue pareti, colla esatta indicazione circa lo sbocco degli orifizî dei canali semicircolari e la posizione delle macchie cribrose; 2) alla direzione e configurazione della prima porzione del primo giro del canale osseo cocleare, alla esatta e costante posizione della punta della chiocciola sulla parete interna della cavità del timpano ed alla direzione dell' asse cocleare sulla base del cranio; 3) finalmente, alla disposizione speciale che io ho potuto osservare nel fondo del condotto auditivo interno; disposizione che ho tutto il diritto di credere fosse sfuggita fino ad oggi all' occhio degli anatomici, perocchè non mi è stato possibile trovare che alcuno ne abbia fatto menzione.

Da ultimo, quasi come conclusione, farò una descrizione d'insieme di tutto il labirinto, mostrando la forma e la direzione delle sue diverse cavità, in rapporto alla normale posizione dell' osso temporale nel cranio ed in rapporto ai normali diametri del cranio stesso. Anche questo concetto anatomico mi par degno d'essere stabilito con precisione. Non è possibile unire questa parte a quella descrittiva, senza menomare la chiarezza e lo speditezza della descrizione. Nella parte descrittiva ad es. tutti i trattatisti di anatomia, per convenzione, nell' indicare la direzione di questa o quella parte, usano le espressioni: anteriore, posteriore, esterno ecc. considerando l'osso temporale staccato e riferendo queste espressioni alla rocca petrosa, come guardante colla sua punta in avanti e colla sua base all' indietro. Io pure, nella

parte descrittiva, ho seguita questa convenzione, ma bene altrimenti è necessario considerare le cose, quando si pensi alla normale posizione di quest' osso nel cranio. È più facile, io credo, correggere queste inesattezze, quando si è presa una esatta conoscenza delle particolarità anatomiche del labirinto. Dopo di che riesce anche più facile trovare e riconoscere tanto i rapporti che fra loro contraggono le diverse parti, quanto la posizione e direzione che le medesime hanno, rispetto alla configurazione e direzione del cranio.

Tecnica di preparazione.

Descrizione di alcuni preparati.

I. — Questo preparato a fresco, mette in luce: gran parte della porzione ossea del condotto auditivo esterno, l'anello timpanico, la membrana del timpano, la cassa del timpano colla catena degli ossicini ed i relativi muscoletti e ligamenti, non che una porzione del vestibolo. Con un solo preparato adunque noi possiamo vedere i rapporti anatomici più interessanti delle sfere: esterna, media e di una parte della interna dell' Organo dell' udito.

Asportato dal cadavere l'osso temporale, s'immerge in una soluzione di formolo al 5 % e vi si lascia dai 15 ai 20 giorni. Liberatolo quindi dalle parti molli, incomincio coll' asportare la parete anteriore e buona parte di quella inferiore del condotto auditivo esterno: dalla scissura di Glaser fin presso alla fessura timpano-mastoidea; asporto così quasi tutta la lamina timpanica, rispettando l'anello timpanico ed una porzione del processo vaginale. Indi colla sega da traforo, per tagliar via buona parte della porzione squamosa, eseguisco un primo taglio paralello alla scissura di Glaser, ma un poco al davanti della stessa, fin presso all' apofisi postglenoidea; da questo punto dirigo il taglio in alto, lasciando in situ, per l'eleganza del preparato, una piccola parte della porzione porteriore della squama. Con un secondo taglio, diretto dall' esterno all' interno e dall' indietro all' avanti, recido tutta quella porzione della rocca petrosa che trovasi al davanti del margine anteriore dell' anello timpanico. Con brevi e ripetuti tagli successivi ed aiutandomi colla punta di un robusto scalpello, asporto tutta la parete inferiore della cassa del timpano e buona parte della parete interna della stessa. Nella demolizione di questa parete pongo mente: di dissecare e salvare in alto il muscolo tensor tympani (s. m. mallei internus) con parte del relativo semicanalis tensoris tympani; di asportare

completamente la chiocciola e di aprire il vestibolo anteriormente, giungendo sino alla finestra ovale e rispettando la base della staffa ed i cinque orifizî dei canali semicircolari. Colla punta del medesimo scalpello robusto, apro la volta della cassa timpanica, o tegmen tympani, per mettere in evidenza la testa del martello e l'incudine, con la relativa articolazione e coi legamenti ed il canale petro o timpano-mastoideo. Altri tagli supplementari finalmente serviranno a regolarizzare i margini frastagliati di quest' osso, in modo che la preparazione acquisti quella eleganza che è necessaria. Conviene anche non dimenticare, prima di far disseccare il preparato ai raggi solari, di abradere con ogni delicatezza e diligenza lo strato epidermico della faccia esterna della membrana del timpano. Disseccato che sia, il preparato s'invernicia con vernice copale.

La preparazione eseguita a questo modo, od in altra maniera simile, secondo lo scopo cui si mira, riesce chiara, dimostrativa ed elegante ed in essa possiamo scorgere in dettaglio tutte le particolarità anatomiche della cassa del timpano ed i rapporti principali che questa cavità contrae colle parti vicine. Con mirabile chiarezza si mostrano pure tutte quelle pieghe della mucosa timpanica, che circoscrivono in punti determinati, dei diverticoli della cavità del timpano.

II. — Solo colla sega da traforo è possibile estrarre da un temporale fresco, e condizionato come il precedente, la catena degli ossicini, completamente articolata e nella quale gli ossicini stessi conservino la perfetta posizione normale.

Asportata la squama del temporale e la porzione mastoidea, con un taglio a semicerchio e segata la punta della rocca petrosa, si passa ad aprire la volta della cassa timpanica, abradendo il tegmen tympani, per dominare dall' alto la catena degli ossicini. Con manovre delicatissime ed a brevi tagli ripetuti, si libera il martello dalle aderenze legamentose che esternamente contrae per mezzo della sua testa, dal lungo e breve processo e finalmente dal manico colla membrana del timpano. Asportato così tutto il condotto auditivo osseo esterno e tagliato il legamento che tien fisso il breve processo dell' incudine sullo sbocco del canale timpano-mastoideo, si eseguiscono diverse segature sulla faccia interna della cassa del timpano, in modo da rispettare posteriormente l'eminenza piramidale col muscoletto stapedius ed anteriormente il becco di cucchiaio (rostrum cochleare) col tendinetto del m. tensor tympani, s. m. mallei internus. In basso il taglio deve toccare la base della staffa ed in alto il labbro superiore del becco di cucchiaio.

Disseccato che sia, con un sottilissimo pennellino di vajo, s'invernicia il preparato con vernice copale.

Le difficoltà che s'incontrano nella esecuzione di questo preparato e la pazienza di cui non conviene essere avari, trovano largo compenso di soddisfazione nel vedersi davanti un preparatino tanto dimostrativo ed elegante. Le articolazioni degli ossicini, il lungo processo del martello, il punto d'inserzione dei tendinetti dei due muscoli stapedius e tensor tympani, l'articolazione della base della staffa colla finestra ovale, non che la disposizione d'insieme degli ossicini fra loro, ci appariranno con una chiarezza veramente ammirevole.

III. — In un osso temporale ben macerato, è assai facile, colla sega da traforo, praticare sezioni in qualsiasi senso e direzione. Ma una di queste sezioni riesce particolarmente interessante.

Fissato che sia il temporale, con una morsetta, nella sua posizione naturale, si pratica un taglio verticale, che dal mezzo circa del meato auditivo esterno vada a cadere direttamente sul margine anteriore del meato audivo interno. Così abbiamo diviso il temporale in due parti: anteriore e posteriore; ambedue interessanti, perchè la perdita di sostanza ossea sulla linea di taglio è trascurabile. Nella parte anteriore osserviamo con chiarezza: la maggiore porzione del sulcus pro membrana tympani, la volta o soffitta della cassa del timpano (epitimpano), l'ostium tympanicum della tromba d'Eustachio, il rapporto che il canale di Fallopio contrae colla chiocciola e col becco di cucchiaio (rostrum cochleare) venendo esso qui sezionato nei due punti contraenti questo rapporto, inoltre vediamo con chiarezza come il nucleo osseo lapideo della rocca sia tutto all' intorno circondato da sostanza ossea spugnosa. Nella parte posteriore abbiamo: una piccola porzione del sulcus pro membrana tympani, l'orifizio del canaliculus chordae, il canale timpano-mastoideo, le particolarità anatomiche della parete posteriore della cassa del timpano, del vestibolo, la configurazione ed i rapporti del principio del canale cocleare, inoltre si vedono con chiarezza gli orifizî dell' acquedotto del vestibolo e della chiocciola.

Altre sezioni fatte in direzioni diverse e su temporali interi, serviranno non solo a mettere in luce le particolarità anatomiche delle diverse parti di quest' Organo, ma, quel che maggiormente interessa, a studiare il rapporto di posizione che le stesse particolarità hanno rispetto all' osso ed alla sua posizione nel cranio.

IV. — Colla sega da traforo noi possiamo facilmente preparare il canale osseo cocleare in tutto il suo decorso. Non credo che altri

sia riescito ad ottenere un preparato simile, perchè essendo esso così chiaro e dimostrativo, lo si sarebbe certo disegnato da qualcuno fra i molti trattatisti di anatomia. Ed io tanto nei trattati quanto negli atlanti anatomici, non ho mai vista una figura da farmi sospettare che altri abbia ottenuto questo preparato.

A. — (Fig. VI.) Segata tutta la porzione squamosa e gran parte, o tutta, la porzione mastoidea, si asporta completamente il condotto auditivo osseo esterno. In un sol tempo, o meglio a più riprese, con un taglio paralello alla parete interna della cassa del timpano, si tagliano via tutte le pareti della medesima, proseguendo il taglio in avanti [1] in modo da asportare anche la parete antero-esterna del canale carotideo. Nell' eseguire questa demolizione bisogna por mente di non ledere in alcun modo la parete interna della cassa del timpano e di rispettare anche, per orientarsi in seguito, il semicanalis tensoris tympani. A questo punto conviene fissare la rocca con una morsetta in modo che la parete interna timpanica venga volta in alto e la punta della rocca un po' più sollevata della base. Con una sega delle più sottili s'incomincia la delicata manovra di preparazione del canale osseo cocleare. Impiantata la sega sul labbro sporgente della finestra rotonda, si dirige il tagliente in avanti tenendolo piegato dall' alto al basso in maniera da rispettare, sul principio, il semicanalis tensoris tympani. Conviene tagliare dapprima una sottile listerella ossea del promontorio, per scoprire appena il canale cocleare e regolarsi quindi sulla quantità di osso da asportare per aprire nettamente il detto canale, senza ledere la lamina spiralis ossea. La direzione successiva da dare alla sega, ci sarà nettamente indicata dal cammino del canale cocleare, che noi dobbiamo seguire fedelmente fino a che esso non si dirige in dentro ed in alto. In questo cammino lo seguiremo fin che sarà possibile, poi converrà tagliare quella porzione della lamina di contorno che copre la chiocciola in avanti ed un po' allo esterno. Perchè questa manovra riesca fatta con esattezza, è necessario conoscere il punto preciso dove è situata la punta della chiocciola. Come avremo campo di esporre nelle Osservazione anatomiche, questo punto trovasi da 4,5—5 mm. al davanti del margine anteriore della finestra ovale,

---

[1] Avverto ancora una volta come in tutta la parte descritiva tecnica ed anatomica del labirinto, io uso le indicazioni convenzionali: anteriore, posteriore ecc. od avanti, indietro ecc. riferendomi alla punta ed alla base della rocca petrosa, come se la prima guardasse in avanti (verso la faccia) e la seconda indietro (verso l'occipite).

immediatamente sotto al labbro inferiore del semicanalis tensoris tympani. Per potere aver maggior campo nel seguire il canale cocleare in dentro ed in alto e per rendere la preparazione della chiocciola piú evidente ed elegante, conviene scavare una profonda incisione a fondo rotondegiante al davanti della chiocciola stessa e precisamente in corrispondenza della porzione ascendente del canale carotideo.

B. — (Fig. IV.) Questo preparato si può rendere ancora più istruttivo qualora pratichiamo, nella faccia posteriore della rocca, un ultimo taglio. Dal mezzo dell' orifizio del condotto auditivo interno, nel senso verticale, si procede segando sino al fondo del medesimo, cercando di tagliare sempre seguendo l'asse dello stesso condotto. Arrivati al fondo, si volge il taglio, più bruscamente che è possibile, posteriormente ed allo esterno, in modo che il taglio venga fatto ad angolo ottuso. Così noi potremo esaminare le particolarità del fondo del condotto auditivo interno e del vestibolo, aperto dal suo lato interno.

Il canale osseo cocleare con tutti i suoi minimi particolari e più che altro i rapporti che esso contrae con tutte le altre parti vicine, ci appariranno con tale evidenza da rendere facilissimo allo studioso comprendere questo punto dell' anatomia dell' Organo dell' udito. E qualora si consideri che con questa stessa preparazione noi possiamo studiare molte delle particolarità anatomiche del fondo del condotto auditivo interno e del vestibolo, noi possiamo dire di aver raggiunto uno degli ideali della tecnica anatomica. Io credo che questo preparato sia di gran lunga più istruttivo e dimostrativo di quelli ottenuti col getto di una massa da corrosione.

V. — (Fig. VII.) Studiato il decorso ed i rapporti del canale osseo cocleare, è necessario vedere, in un preparato nel quale siano lasciati integri gli elementi costitutivi della parete interna della cassa del timpano, a qual punto di questa parete corrisponda la punta della chiocciola.

Condizionato un temporale come il precedente, fino al punto dell' apertura del canale cocleare, incominciamo con molta circospezione ad eseguire dei tagli nella parte anteriore-superiore della parete interna timpanica, in vicinanza immediata del gomito descritto dal canale carotideo ed al disotto del semicanalis tensoris tympani. Trovato che abbiamo il primo giro del canale cocleare, i tagli successivi saranno condotti sempre più posteriormente, fino ad avere completamente scoperta la punta della chiocciola, cioè il punto cen-

trale della cupula. A questo punto ci accorgeremo di essere fra i 4,5 ed i 5 mm. al davanti del margine anteriore della finestra ovale ed al disotto del labbro inferiore del semicanalis tensoris tympani.

Tanto in questo preparato, quanto nel precedente, noi osserveremo come aprendo la chiocciola da questo lato, corrispondente al lato antero-interno nella posizione naturale dell' osso, ci si presenti costantemente l'hamulus della lamina spiralis ossea, che guarda precisamente verso questa direzione.

Possiamo anche servirci del presente preparato per istudiare altri rapporti anatomici. Per es. asportando la parete esterna di quella porzione del canale di Fallopio che costeggia la parte posteriore e piccola porzione di quella superiore della parete interna timpanica, potremo vedere i rapporti che questo canale contrae col becco di cucchiaio (rostrum cochleare) e colla sporgenza rilevata del canale semicircolare esterno.

VI. — (Fig. III.) La preparazione del vestibolo per istudiarne i dettagli, i rapporti colle parti vicine e la orientazione rispetto alla configurazione e posizione della rocca petrosa ed alla parete interna della cassa timpanica, riesce facile e chiarissima.

Preparato un' osso temporale come i due precedenti, isolando cioè la rocca petrosa dalle rimanenti parti, con un primo taglio perpendicolare al piano della parete interna della cassa timpanica e diretto in senso verticale, a poco più di un millimetro dietro al margine posteriore della finestra ovale, ci approfondiamo di pochi millimetri; indi, ritirata la sega, faremo un taglio perpendicolare a questo, diretto dall' indietro all' avanti, in modo da asportare tutta la parete posteriore e parte di quella interna della cassa del timpano. Questa prima manovra ci servirà per avere campo libero e per poter meglio sorvegliare il taglio col quale apriremo la cavità del vestibolo. Riposta quindi la sega sul primo taglio, o verticale, volgeremo bruscamente il tagliente in avanti ed in questa direzione, tenendoci sempre paralelli alla parete interna della cassa timpanica, faremo una sezione superficiale e sottile di questa parete, arrivando fino al gomito del canale carotideo. È bene conservare la sezione di osso asportata, per controllare i rapporti tra gli elementi di questa parete del timpano colle cavità retrostanti.

Il preparato così ottenuto è simile, ma assai più dimostrativo, a quello di un bambino di due anni circa, figurato dallo SCHWALBE (fig. 116 *A*, *B*) nel suo Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1887.

Oltre alle altre particolarità anatomiche, in questo preparato riescono evidenti gli orifizî dell' acquedotto del vestibolo, col relativo recessus sulciformis di Morgagni, e di quello della chiocciola.

VII. — (Fig. I, *A*, *B*.) Come complemento del precedente, noi, con un sol taglio possiamo ottenere un altro preparato, nel quale alcuni particolari appariranno con maggior chiarezza.

Isolata la rocca petrosa come nei casi precedenti, eseguiremo a tutto spessore un taglio verticale e perpendicolare al piano della parete interna della cassa del timpano. Questo taglio deve passare pel mezzo esatto della finestra ovale e perpendicolarmente al massimo diametro della stessa. Così avremo divisa la rocca in due parti: anteriore e posteriore.

Sulle due superficie di taglio troveremo rispettivamente le particolarità che maggiormente c'interessano. In quella posteriore vedremo: gli orifizî dei canali semicircolari e dell' acquedotto del vestibolo, non che la sezione del canalicolo che fa seguito al foramen singulare di Morgagni; in quella anteriore: il recessus hemiellipticus, il recessus hemisphaericus, la crista vestibuli e la pyramis vestibuli di Scarpa, le maculae cribrosae, non che l'altra sezione del canalicolo che fa seguito al foramen singulare.

VIII. — (Fig. II, *A*, *B*.) È necessario anche di vedere con esattezza le particolarità anatomiche delle pareti: superiore ed inferiore della cavità del vestibolo.

Isolata la rocca petrosa, eseguiremo un taglio orizzontale parallello al labbro inferiore della finestra ovale, avendo precedentemente segnato il punto ove corrisponde la punta della chiocciola, per meglio orizzontarci sulla direzione da dare al taglio medesimo. Questo taglio, proseguito fino alla faccia posteriore della rocca, divide in due parti, più o meno uguali, il condotto auditivo interno. Qualora poi avremo anche segata la punta della rocca fin presso al primo giro della chiocciola, noi, partendo dal labbro inferiore della finestra ovale, potremo aprire con bastevole facilità quel tratto di canale cocleare che corre sotto alla parete interna della cassa del timpano, rispettandone tutti gli elementi e riunendolo, sul lato anteriore, al seguito del primo giro, che avremo scoperto superiormente col primo taglio orizzontale. Sulla parte inferiore della rocca così segata, con ogni precauzione si asporta per breve tratto il labbro inferiore della finestra ovale, onde mettere in luce l'origine della lamina spiralis ossea, della lamina spiralis secundaria e la fessura vestibolo-timpanica, fra esse interposta.

Le due superficie di taglio saranno preziose non solo per lo studio delle pareti: superiore ed inferiore del vestibolo, ma anche per i rapporti tra questo, la chiocciola ed il fondo del condotto auditivo interno.

Si noti come questo preparato sia più dimostrativo e completo di quello dello Schwalbe (fig. 121) che rappresenta la sola sezione inferiore di un taglio presso a poco simile.

IX. — (Fig. VIII, IX, X.) È questo uno fra i più difficili e bei preparati della serie, qualora l'osso temporale sia ben macerato ed il preparatore diriga con abilità ed avvedutezza la sega da traforo.

Asportata la porzione squamosa, nella porzione mastoidea si praticano due tagli orizzontali, l'uno paralello al margine superiore del meato auditivo esterno e l'altro paralello al margine inferiore del medesimo. Con un taglio verticale, diretto in modo da lambire il margine posteriore della estremità interna di questo condotto osseo, giungeremo fin presso la parete interna della cassa del timpano. Poi volgendo bruscamente il tagliente in avanti e tenendoci sempre paralelli a questa parete, senza ledere alcuno dei suoi elementi, asporteremo le pareti: superiore, anteriore ed inferiore del condotto auditivo osseo, non che la parete antero-esterna del canale carotideo. Ora convien procedere con precauzione. Noi conosciamo di già il punto, diciamo così, matematico dove corrisponde la punta della chiocciola nella parete interna della cassa timpanica. È questo il punto di partenza per incominciare la nostra preparazione. Dunque su questo punto condurremo un primo taglio verticale ed alquanto obliquo dall' indietro all' avanti, per secondare la forma conica della chiocciola. Tolta via così la punta della rocca petrosa, abraderemo con tagli sottili e molteplici tutta la sostanza ossea che circonda la chiocciola da questo lato (lamina di contorno) scoprendone completamente la base. Saremo così arrivati sul fondo del condotto auditivo interno. Seguendone fedelmente la disposizione, noi ci accorgeremo che questo fondo risulta fatto di due piani, quasi perpendicolari fra loro, come dimostrerò nelle *Osservazioni anatomiche*. Con un taglio paralello a ciascun piano, noi li metteremo chiaramente in evidenza. Sul piano che rappresenta il vero fondo del condotto auditivo interno ed al suo margine di unione colla breve parete posteriore dello stesso condotto, condurremo un ultimo taglio, col quale asporteremo quel breve tratto della faccia posteriore della rocca, che forma parte della parete interna e posteriore della cavità del vestibolo. Questo taglio deve essere condotto in modo da lasciare una superficie concava per scoprire largamente la detta cavità da questo lato.

Non solo la chiocciola e la cavità del vestibolo, visto dalla sua parte interna, ma specialmente il fondo del condotto auditivo interno, con tutti i suoi minimi particolari ci appariranno con una chiarezza sorprendente. Per le difficoltà tecniche che s'incontrano nella esecuzione di questo preparato, io consiglio di farlo allorchè avremo acquistata la pratica necessaria nel maneggio della sega da traforo ed una conoscenza completa e sicura della disposizione anatomica delle diverse parti componenti la sfera media ed interna dell' Organo dell' udito.

È innegabile che lo studio dell' Organo dell' udito, e specialmente della parte ossea del medesimo, sia oggi quasi bandito dalle nostre scuole di anatomia. Voglio dire di quello studio veramente utile e fecondo, che è dote precipua e rara della iniziativa e laboriosità individuale. Io credo quindi di aver reso un gran servigio agli studiosi, procurando loro un mezzo assai semplice per addestrarsi, colle proprie forze, nella conoscenza di un Organo così complicato e difficile.

Chiunque ha procurato di voler apprendere la struttura dell'orecchio dalle policrome e spesso troppo schematiche figure, di cui non sono avari alcuni moderni trattati di Anatomia, o dai preparati esistenti in un museo anatomico (troppo spesso consacrati al noli me tangere) oppure dalla dotta ed eloquente parola di un maestro, o finalmente da una di quelle plastiche gigantesche che ancora s'usano nelle nostre scuole, soprà benissimo a qual duro cimento ha dovuto sottoporre la sua mente per riportare appena una pallida e non sempre esatta idea del simplex sigillum veri.

Con poche ossa temporali e colla guida delle mie semplici e modeste figure, ma riproducenti fedelmente il vero, ognuno in breve tempo può rendersi padrone della complicata struttura dell' Organo dell' udito.

Avrei potuto moltiplicare il numero delle figure che si possono ottenere dai preparati eseguiti col metodo da me descritto, ma ho rinunziato volentieri a tale impresa, convinto dalla esperienza che lo studioso deve vedere in questo genere di figure una guida alla ricerca e non la meta delle proprie aspirazioni.

Osservazioni anatomiche.

Le poche osservazioni sulle quali voglio richiamare l'attenzione degli anatomici, non riguardano particolarità nuove della porzione

labirintica dell' Organo dell' udito, ma solo hanno lo scopo di mettere in luce e di determinare con maggiore esattezza alcuni rapporti topografici della cavità del vestibolo e del canale osseo cocleare. Illustrano inoltre una disposizione peculiare del fondo del condotto auditivo interno, sulla quale non si era finora posto mente; disposizione che ci fa solo ora comprendere i veri e reali rapporti che questo fondo contrae e con una delle pareti vestibolari e colla base della chiocciola ossea.

Che le osservazioni mie siano esatte, ognuno può facilmente constatare de visu, procurandosi in breve tempo una completa collezione di preparati nell' uomo adulto.

Vestibolo.

Non può non essere restato molto sorpreso chiunque abbia consultati diversi trattati di Anatomia, considerando le nozioni contradittorie che i diversi autori espongono circa la descrizione delle pareti vestibolari ed i rapporti di queste colle parti vicine.

Io, per non uscire dai limiti propostimi e perchè la descrizione corra spedita e chiara, descriverò brevemente tutto quello che ho potuto rilevare dallo studio dei miei preparati, lasciando allo studioso di ritrovare e correggere i punti controversi.

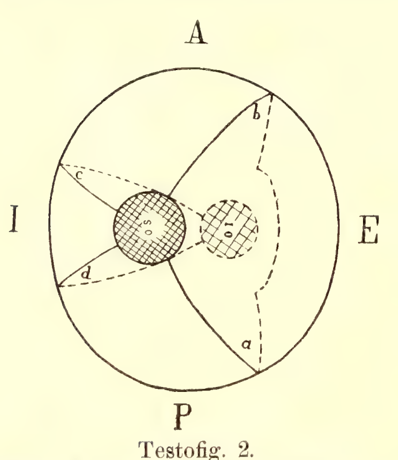
È vecchia consuetudine quella di considerare nel vestibolo sei pareti.

Per quanto sia artificioso dividere la cavità del vestibolo in sei pareti, tuttavia questa diventa una necessità descrittiva. È indispensabile quindi stabilire i confini che convenzionalmente possiamo assegnare a ciascuna di esse, attenendoci fedelmente allo studio dei nostri preparati. Per essere più chiari descriveremo separatamente i limiti di ciascuna parete, dagli elementi che vi si osservano.

La parete esterna va considerata più ampia delle altre per la forma e le dimensioni degli elementi che vi si ritrovano. Noi la limitiamo fra due linee meridiane (Fig. 2 *ab*) che partendosi in alto dai margini rilevati dell' orifizio ampollare del canale semicircolare superiore, abbraccino fra loro la finestra ovale e l'orifizio vestibolare della chiocciola e che s'arrestino in basso ed ai lati di questo stesso orifizio.

La parete interna all' opposto di quella esterna è molto ristretta. Anteriormente può essere limitata da una linea (*c*) che parta dal margine rilevato dell' orifizio ampollare del canale semicircolare superiore, tagli la porzione più interna della fossetta semiellittica,

passi inferiormente per quella cresta, più o meno manifesta, che trovasi fra il recessus sulciformis di Morgagni e la fossetta semisferica e vada finalmente a terminare in immediata vicinanza dell'orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore. Posteriormente il suo limite è dato da una linea che partendo pure dallo stesso margine dell' orifizio ampollare del canale semicircolare superiore (*d*) passi per la cresta esistente fra il recessus sulciformis e l'orifizio comune dei canali semicircolari superiore ed inferiore o posteriore e vada a finire sul margine dell' orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore.



Testofig. 2.
Schema delle pareti della cavità vestibolare vist: dall' alto. Lato destro. *A*, anteriore; *P*, posteriore; *I*, interno; *E*, esterno. *OS*, Orifizio ampollare del canale semicircolare superiore; *OI*, Orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore e posteriore.

La parete anteriore è compresa fra le due linee (*b*, *c*) che limitano anteriormente le pareti: esterna ed interna.

La parete posteriore è compresa fra le due linee (*d, a*) che limitano posteriormente queste stesse pareti.

La parete superiore viene circoscritta dai margini rilevati dell' orifizio ampollare del canale semicircolare superiore ed anteriormente comprende anche una porzione dell' orifizio ampollare del canale semicircolare esterno (Vedi più sotto).

La parete inferiore è segnata internamente dai margini dell'orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore ed esternamente da una linea convenzionale che rappresenti la proiezione in basso del labbro inferiore della finestra ovale.

Da ciò risulta come la parete esterna sia la più ampia e quella superiore la più ristretta.

Parete esterna. — (Fig. IV ed VIII.) Questa parete è costituita: superiormente da un brevissimo tratto al quale esternamente corrisponde una piccola porzione di quella parte del canale di Fallopio che circoscrive in alto e posteriormente la fossetta ovale (pelvis ovalis) e che decorre quasi in senso orizzontale sul lato superiore della parete interna della cassa del timpano; sempre in alto ed un po' posteriormente troviamo l'orifizio ampollare del canale semicirco-

lare esterno, il quale però, per la posizione sua, non appartiene completamente a questa parete.

Cade acconcio dire qui alcune parole sulla posizione di quest' orifizio. Sbocca sul contermine fra la parete esterna e superiore della cavità vestibolare con un largo orifizio, sovente di forma ovoidale, il cui grande asse allora si dirige dall' interno all' esterno e dal basso all' alto e viene ad invadere, specialmente col suo pronunziato margine superiore-esterno, anche piccola parte della stretta parete superiore della cavità vestibolare medesima.

Nel suo mezzo questa parete è costituita dalla finestra ovale ed inferiormente dall' orifizio vestibolare della chiocciola.

Ha rapporto colla parete interna della cassa del timpano, coll'orifizio ampollare del canale semicircolare esterno, che in parte vi sbocca e colla base della staffa.

Parete interna. — (Fig. III.) Contrariamente a quanto vien descritto dagli Autori, nella parete interna del vestibolo troviamo: posteriormente ed in basso il recessus sulciformis di MORGAGNI col relativo orifizio dell' acquedotto del vestibolo, anteriormente ed in alto piccolo tratto della fossetta semiellittica.

Non contrae internamente rapporti di alcun interesse.

Parete anteriore. — (Fig. I, *A.*) È appunto in questa parete che noi troviamo le interessanti particolarità ed i rapporti dagli Autori sempre erroneamente descritte nella parete interna. In essa infatti notiamo: superiormente la porzione maggiore della fossetta semiellittica, nel mezzo la cresta del vestibolo, nella cui porzione più esterna si solleva la piramide di SCARPA, inferiormente la fossetta semisferica. Delle altre particolarità che si riscontrano in questa parete, debbo solo aggiungere come le macchie cribrose che si osservano nelle due fossette essendo decisamente anteriori, sarebbe più giusto chiamarle coll' appellativo di superiore quella della fossetta semiellittica ed inferiore quella della fossetta semisferica.

Ha rapporto internamente col vero fondo del condotto auditivo interno, esternamente ed in basso colla lamina di contorno che copre il contermine fra il primo ed il secondo giro della chiocciola.

Parete posteriore. — (Fig. I, *B.*) Internamente ed in alto troviamo l'orifizio comune dei canali semicircolari superiore ed inferiore o posteriore; esternamente ed alquanto più in basso, l'orifizio del canale semicircolare esterno.

Ha rapporto cogli orifizî dei canali semicircolari che vi sboccano.

Parete superiore. — (Fig. II, *A.*) Nella sua parte più esterna

osserviamo piccola porzione dell' orifizio ampollare del canale semicircolare esterno. Nel mezzo troviamo l'orifizio ampollare del canale semicircolare superiore.

Ha rapporto cogli orifizi ampollari di questi due canali.

Parete inferiore. — (Fig. II, *B*.) Anche questa parete è una delle più interessanti. Internamente troviamo l'orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore; esternamente ed appoggiata al margine esterno del medesimo orifizio una depressione semilunare con la concavità rivolta allo esterno (fossetta cocleare) che rappresenta il principio o base del canale cocleare. Ancora un poco più all'esterno e sul fondo di questa fossetta troviamo la quarta macchia cribrosa o di Reichert e più all' esterno ancora per l'estensione di qualche millimetro appena, la porzione iniziale della lamina spiralis ossea e della lamina spiralis secundaria, con un tratto ancora più breve della fessura vestibolo-timpanica.

Ha rapporto coll' orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore che vi sbocca, in basso e verso l'esterno col canalicolo del foramen singulare di Morgagni, da cui la separa una sottilissima lamina ossea, in avanti colla porzione inferiore della fossetta semisferica, in dietro ed allo esterno col sinus tympani o cavità sottopiramidale di Huguier, allo esterno coll' orifizio vestibolare della chiocciola.

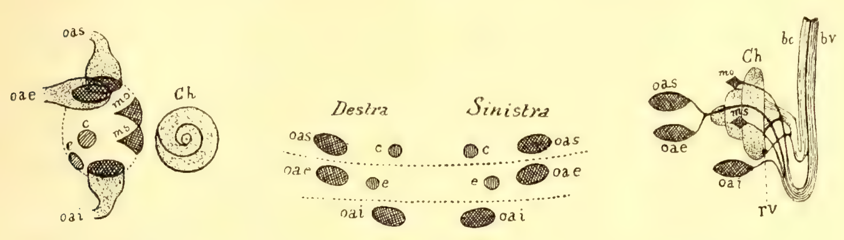
È interessante ora poter conoscere, sulla guida dei nostri preparati, se esiste una regola costante nella disposizione degli orifizî ampollari dei canali semicircolari, delle macchie cribrose e della chiocciola, che sono le sedi precipue della diramazione del nervo acustico e quindi della funzione uditiva, riguardo ad un punto centrale e ben determinabile.

A questo scopo si prestano benissimo i nostri preparati VI e I. Specialmente il VI ci dimostra chiaramente il fatto seguente: che considerando l'osso temporale nella sua posizione naturale e prendendo come punto centrale la cavità del vestibolo, noi abbiamo esternamente l'orifizio ampollare del canale semicircolare esterno, superiormente l'orifizio del canale semicircolare superiore ed inferiormente quello del canale semicircolare inferiore o posteriore, non che il punto di distribuzione alla porzione iniziale del canale cocleare del ramo vestibolare del nervo cocleare, anteriormente le due macchie cribrose: superiore ed inferiore e più anteriormente ancora troviamo la chiocciola. Dunque la disposizione degli elementi sopra ricordati

avviene costantemente in quattro direzioni: esterna, superiore, inferiore ed anteriore.

Perchè questa disposizione riesca più facile ad essere intesa, io ho disegnate tre figure schematiche, le quali da due differenti punti di vista rendono palesi i fatti descritti.

La Fig. 3 riproduce esattamente, sebbene in modo schematico, i fatti osservabili nel preparato VI (Fig. III) e ci fornisce la prova



Testofig. 3. Testofig. 4. Testofig. 5.

Testofig. 3. Schema rappresentante la posizione degli orifizî ampollari delle macchie cribrose e della chiocciola rispetto alla cavità del vestibolo. Lato destro. *oas*, orifizio ampollare del canale semicircolare superiore; *oae*, orifizio ampollare del canale semicircolare esterno; *oai*, orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore; *mo*, macchia cribrosa otricolare; *ms*, macchia cribrosa sacculare; *Ch*, Chiocciola; *c*, orifizio comune dei canali semicircolare superiore ed inferiore; *e*, orifizio del canale semicircolare esterno.

Testofig. 4. Schema della maniera come si presentano gli orifizî dei canali semicircolari nel prepar. I. Lettere come alla Fig. precedente.

Testofig. 5. Schema delle diramazioni delle branche cocleare e vestibolare del nervo uditivo, vedute dalla base della rocca. Lato sinistro. *bc*, branca cocleare; *bv*, branca vestibolare; *rv*, ramo vestibolare. Le altre lettere come alla Fig. 3.

più semplice e più convincente della disposizione sopra esposta. La Fig. 4 ci rappresenta schematicamente il modo onde sono disposti gli orifizi ampollari e non ampollari dei canali semicircolari nel preparato I, guardando la cavità del vestibolo per l'apertura praticata dal lato della punta della rocca petrosa. Questa figura non avrebbe in sè nulla di speciale se non ci servisse per ideare un terzo schema rappresentato nella Fig 5.

Lo scopo di questo schema è di farci vedere dal miglior punto di vista il modo di comportarsi delle due branche del nervo acustico verso le sette regioni di loro diramazione periferica.

Considerando, per astrazione, ognuna di queste regioni come una semplice ed unica espansione periferica, noi riceviamo l'impressione esatta del modo di comportarsi del nervo uditivo verso la periferia. Questo modo, in tesi molto generale, non differisce gran fatto da quello che possiamo osservare in un nervo spinale qualsiasi, deputato a ricevere delle impressioni d'indole puramente meccanica. Il nostro schema lo dimostra chiaramente.

Macchie cribrose. — Conoscevamo fino ad oggi quattro macchie cribrose, della maggior parte delle quali io ho trovate poco esatte le indicazioni topografiche. Di più studiando diligentemente i miei preparati, sono riescito a dimostrare due nuove macchie cribrose, per le quali passano i filetti nervosi per le ampolle dei canali semicircolari: esterno e superiore.

Riguardo alla nomenclatura, perchè non nasca confusione, io crederei utile, per le tre prime macchie cribrose, ritornare un po' all' antico accetando la classica denominazione del Morgagni. La quarta è giusto venga indicata col nome dello scopritore.

Macula cribrosa major (macchia cribrosa superiore od anteriore). Questa macchia cribrosa comprende oltrechè la piramide di Scarpa, la quale deve essere considerata non altrimenti che un accumulo di sostanza ossea che sostiene gli esili filuzzi nervosi del nervo otricolare, una piccola area contigua alla stessa piramide ma posta superiormente ad essa, nella parte più anteriore del fondo della fossetta semiellittica.

Macula cribrosa minor (macchia cribrosa media od inferiore). È posta sul fondo della fossetta semisferica, nella sua porzione bassa e quindi, come la precedente, sulla parete anteriore del vestibolo. Tra questa, la cresta del vestibolo e la base della piramide di Scarpa corre uno spazio di un millimetro circa.

Macula cribrosa minima (macchia cribrosa posteriore). Questa macchia cribrosa risiede non sulle pareti vestibolari, ma dentro al rigonfiamento ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore e precisamente nella sua parete anteriore. Talvolta la osserviamo posta sul margine dell' orifizio ampollare, ma più spesso risiede al disotto di questo margine. Quindi per bene osservarla è necessario mettere chiaramente allo scoperto lo sbocco nel vestibolo di questo canale semicircolare. Per la sua posizione quindi è schiettamente inferiore.

Macchia cribrosa di Reichert. Non è cosa sempre facile poter osservare con chiarezza questa macchia cribrosa, perchè essa il più delle volte è così poco manifesta da non essere riconoscibile che osservata attraverso ad una forte lente convergente. Quindi è necessario stabilire con esattezza la sua naturale posizione.

La fossetta di Reichert è una depressione posta nella parte esterna della parete inferiore del vestibolo. I suoi rapporti sono: internamente l'orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore, esternamente la lamina spirale ossea, la lamina spirale

secondaria, la fessura vestibolo-timpanica, anteriormente la parte più bassa della fossetta semisferica, posteriormente una sottile lamina ossea la divide dal sinus tympani o cavità sottopiramidale di Huguier. La fossetta di Reichert è di forma semilunare colla convessità rivolta all' esterno. La sua parte posteriore ed interna è segnata da un manifesto labbro ben rilevato, che va degradando anteriormente fino a sparire quasi del tutto. Quindi la parte più profonda e più manifesta di questa fossetta, come quella sulla quale si adagia il cieco fondo del canale cocleare membranoso, si osserva nella parte posteriore, immediatamente al disopra del punto di origine della lamina spirale secondaria. Ma non è qui che troviamo la macchia cribrosa.

Essa trovasi invece sulla parte antero-interna della fossetta di Reichert, più o meno vicina all' inizio della fessura vestibolo-timpanica (Fig. II, *B*).

Macchie cribrose superiore ed esterna. Mentre si è ritenuto fino ad oggi che i due nervi: ampollare superiore ed ampollare esterno si spiccassero dalla macula cribrosa major e non avessero quindi una macchia cribrosa propria, io ho trovato per contro che anche per questi nervi esiste una vera e propria macchia cribrosa, distinta e separata dalla macula cribrosa major (Fig. V).

Risiedono, come è naturale, nella parte più alta della cavità del vestibolo, quando sono fra loro contigue, mentre diventano extravestibolari, come quella minima, quando son poste dentro a ciascun rigonfiamento ampollare.

I due orifizi ampollari: superiore ed esterno, sboccano vicinissimi l'uno all' altro nella cavità del vestibolo. Chi osserverà questa cavità dalla parete interna, allestendo un preparato come il nostro IX, vedrà facilmente sul lato superiore esterno una cresta tagliente e molto rilevata che separa da questo lato i due orifizî sopra menzionati (Fig. V).

Le due macchie cribrose: superiore ed esterna si trovano ai due lati della estremità antero-esterna di questa cresta. Possono osservarsi vicinissime fra loro ed in tal caso, sempre peró separate dalla cresta ricordata, occupano la linea di confine fra la parete vestibolare esterna e quella superiore, oppure si trovano assai discoste l'una dall' altra ed allora diventano extravestibolari e risiedono: quella per l'ampolla del canale semicircolare superiore nella parete esterna del rigonfiamento ampollare di questo canale e quella per l'ampolla del canale semicircolare esterno nel confine

tra la parete esterna e superiore del rigonfiamento ampollare del medesimo.

La distanza fra queste due macchie cribrose e la macula cribrosa major è relativamente notevole.

Per ben studiare ed avere sott' occhio in un sol preparato e con mirabile chiarezza tutte le diverse macchie cribrose, è necessario preparare un osso temporale come il nostro IX, ponendo mente di conservare, come noi abbiamo fatto, la parete anteriore del rigonfiamento ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore, onde vedere nel miglior modo possibile la macula cribrosa minima.

Canale osseo cocleare.

La direzione e la configurazione della prima porzione del primo giro del canale osseo cocleare, non erano state finora illustrate con quella chiarezza ed esattezza che merita ogni particolarità anatomica. Non conviene neppure che io a tal proposito spenda molte parole, perchè uno sguardo alla Fig. VI basta per dimostrarle chiaramente.

Il canale osseo cocleare originatosi per l'orifizio vestibolare della chiocciola da un lato e per la finestra rotonda dall' altro, prende immediatamente due direzioni: si porta in fuori ed in alto, segnando così il principio del promontorio, che nella sua conformazione segue esattamente questa disposizione. Dall' alto ripiega subito in basso e contemporaneamente incomincia a portarsi verso l'interno; portandosi in questa direzione di nuovo risale verso l'alto, non tralasciando però di seguire il suo cammino verso l'interno. Dunque il canale osseo cocleare in questa parte del suo primo giro descrive due curvature, che possiamo chiamare: curvatura prossimale la prima, quella più prossima al vestibolo, con la concavità volta in basso e curvatura distale la seconda porzione, con la concavità volta in alto ed alquanto all'esterno. Nel suo insieme abbiamo qui una forma perfetta di *S* italica disposta nel senso orizzontale, quindi torna giusto chiamare: porzione sigmoidea questa parte del primo giro. Non è superflua la distinzione da me fatta in curvatura prossimale e distale, perchè noi possiamo vedere che il promontorio corrisponde esattamente alla curvatura prossimale della porzione sigmoidea del primo giro, mentre la rilevatezza dello stesso promontorio sparisce là ove il canale cocleare, nel portarsi in dentro e nuovamente in alto, va a costituire a curvatura distale. Quindi possiamo asserire che la prominenza della parete interna della cassa timpanica, costituente il

così detto promontorio, è data esclusivamente dalla curvatura prossimale della porzione sigmoidea del canale osseo cocleare.

Dalla disposizione descritta deriva un altro fatto: che nella posizione naturale dell' osso, la posizione delle due rampe: vestibolare e timpanica, nella porzione sigmoidea è differente da quella che osservasi negli altri giri della chiocciola. Mentre nel resto del canale cocleare la rampa timpanica diventa antero-esterna e quella vestibolare postero-interna, nella porzione sigmoidea e precipuamente nei suoi due terzi prossimali abbiamo per contro che la prima diventa schiettamente superiore e la seconda inferiore.

Un altro quesito di cui mi sono proposto di dare la esatta soluzione è quello di stabilire il punto matematico dove corrisponde e giace la punta della chiocciola sulla parete interna della cassa del timpano.

Nella normale posizione dell' osso temporarale nel cranio, la finestra ovale, sebbene orientata in modo che il suo maggior diametro sia diretto obliquamente dal basso in alto e dall' indietro in avanti, tuttavia possiamo dire che dei suoi lunghi margini uno è superiore e l'altro inferiore, di quelli corti uno è posteriore e l'altro anteriore. Di più bisogna tener presente come nella parte antero-superiore della faccia interna della cassa timpanica, trovasi il semicanalis tensoris timpani, di cui il labbro inferiore è interessante pel nostro speciale riguardo.

La punta della chiocciola adunque trovasi dai 4,5 ai 5 mm. al davanti del margine anteriore della finestra ovale, dietro ed alquanto più in alto del labbro inferiore del semicanalis tensoris tympani. Il mezzo millimetro di differenza che possiamo trovare tra l'un caso e l'altro, va attribuito a differenze individuali.

Altro rapporto interessante della punta della chiocciola, o meglio del terzo giro spirale della lamina di contorno, è ch' esso trovasi immediatamente al disotto del semicanalis nervi Vidiani. Una lamina ossea dello spessore di 2—3 mm. divide la punta della chiocciola da questo solco (Fig. VII).

Un ultimo punto, che io mi sono proposto di studiare con esattezza, si riferisce alla direzione dell' asse o diametro cocleare, in rapporto ad alcuni assi o diametri del cranio.

A questo proposito possedevamo poche e malsicure cognizioni,

forniteci specialmente dai Trattati del QUAIN e del TESTUT. Ecco quanto vi si legge a questo riguardo.

«La chiocciola . . . . ha la forma di cono ottuso, colla base verso il meato uditivo interno e l'apice diretto in fuori, inclinato in avanti e in basso, contiguo al canale del tensore del timpano» (QUAIN).

«Il suo grande asse è presso a poco perpendicolare a quello della rocca; in altri termini è obliquamente diretto dall' indietro in avanti e dall' interno all' esterno» (TESTUT).

Io sono riescito a trovare un metodo col quale si può assai facilmente ed efficacemente trovare sulla base di un cranio, il diametro cocleare e la sua esatta direzione. Ecco come ho proceduto.

Mi servii di un cranio di uomo adulto, il cui esame craniologico offriva i seguenti dati:

Diametro antero-posteriore massimo	185
Diametro trasverso massimo	148
Diametro basilo-bregmatico	130
Indice craniano	80

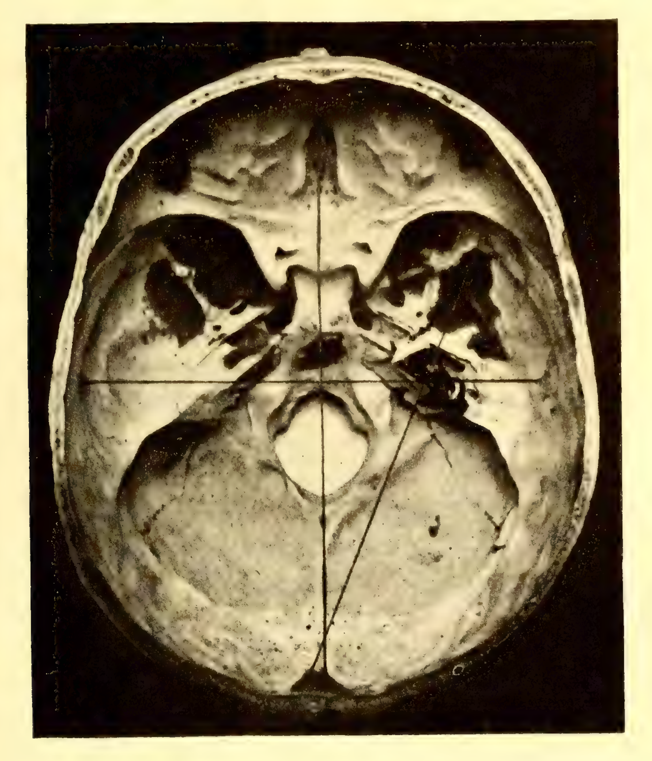
Sottobrachicefalo.

Sulla faccia superiore della rocca petrosa del lato destro di questo cranio ed in corrispondenza della regione della chiocciola, circoscrissi una piccola superficie tondeggiante, attaccandoci in giro della cera in modo che ne risultasse come una vaschettina, capace di contenere qualche centimetro cubico di liquido. Con una pipetta di vetro versai in questa specie di vaschetta dell' acido cloridrico, leggermente allungato e ve lo feci agire per poco tempo. Tutto ciò onde facilitare le manovre successive. Dietro un tale trattamento mi riescì facile, servendomi di una stretta sgorbia bene affilata, di scoprire largamente il canale osseo cocleare, senza lederlo menomamente.

Ciò fatto era facile di tendere un robusto filo perfettamente paralello all' asse maggiore cocleare e passante per l'asse medesimo, attaccandolo per i suoi due estremi alla faccia interna della cavità craniana con paraffina della più dura. La direzione di questo filo c'indica con esattezza la direzione del diametro cocleare; per cui, trovati i punti ossei a cui esso corrisponde, noi avremo ottenuto il nostro scopo. Ma onde poter dare una esatta espressione grafica a questo fatto e per usufruirlo alla indicazione di altri fatti interessanti, pensai di tendere altri due fili nelle direzioni qui appresso indicate.

Valendomi delle norme stabilite in craniologia per trovare il diametro antero-posteriore iniaco, collo stesso metodo tesi un secondo filo in questa direzione. Finalmente ne disposi un terzo nel senso trasversale, non però perfettamente sulla linea del diametro trasverso massimo, nè in quello bi-auriculare, ma passante per l'asse combinato dei due condotti auditivi interni (Fig. 7).

A questo modo io sono riescito a costruire un triangolo rettangolo che risiede nella fossa o regione posteriore della base del cra-



Testofig. 6.
Base del cranio coi tre fili tesi nella direzione dei tre assi indicati nel testo. Metà circa del vero.

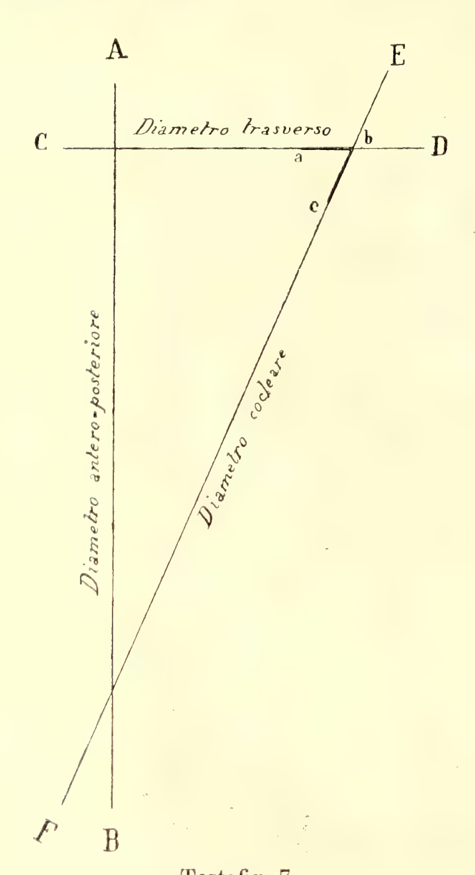
nio, di cui il lato A B rappresenta il diametro antero-posteriore iniaco, quello C D può benissimo rappresentarci il diametro trasverso massimo od il bi-auriculare e finalmente il lato E F il diametro cocleare.

Il diametro cocleare adunque costituisce l'ipotenusa del triangolo rettangolo da noi costruito secondo le norme indicate.

Nel nostro caso le due linee, di cui l'una rappresenta il diametro antero-posteriore iniaco e l'altra il diametro cocleare, non s'incontrano perfettamente ad angolo sulla protuberanza occipitale interna,

ma quello cocleare taglia il primo un poco più avanti di questa protuberanza, sotto un angolo di circa 23 gradi.

Dovendo indicare, in termini approssimativi, la direzione del diametro cocleare, noi possiamo dire che esso va secondo una linea che dalla protuberanza occipitale interna si prolunghi in avanti ed all'esterno fino a toccare l'apofisi marginale dell'osso malare. Tale ne è la direzione approsimativa, di cui possiamo valerci ad es. nella esposizione scolastica.



Testofig. 7.
Triangolo rettangolo costruito sulla base del cranio secondo le norme indicata nel testo.

Fondo del condotto auditivo interno.

Nell' eseguire i preparati IX e IV B, (Fig. VIII, IX, X e IV) mi avvidi come il fondo del condotto auditivo interno avesse una disposizione del tutto speciale e diversa da quella che si era descritta fino ad oggi.

Su questo fondo noi possiamo chiaramente osservare due piani, convergenti ad angolo acuto in una intersezione. Dei due piani uno è anteriore e l'altro esterno, ma quest' ultimo è posto in modo che guarda anche leggermente all' indietro.

Il piano anteriore (Fig. VIII) trovasi sulla continuazione della parete anteriore o lunga del condotto auditivo interno, quindi parrebbe inesatto considerarlo come una parte a sé e distinta dal resto di questa parete. Ma una tale considerazione diventa esatta qualora si ponga mente che in quest' ultima porzione della parete anteriore del condotto auditivo interno noi troviamo una escavazione o fossa, di figura tondeggiante e della profondità di oltre due millimetri (fossa cocleare, area cocleare) nel fondo della quale trovasi scolpito il cri-

bro spiroide. Su questo piano trovasi la cresta falciforme. Essa nasce più o meno rilevata verso la metà esterna e sulla parte superiore della parete anteriore del condotto auditivo interno; nel portarsi verso l'esterno piega leggermente in basso, passa al disopra della fossetta cocleare, divide in due parti quasi eguali l'intersezione e si ripiega all' indietro e diminuisce rapidamente, per scomparire del tutto verso la metà circa del piano esterno. Così anche il piano anteriore resta diviso in due parti: una superiore più stretta, nella quale trovasi l'orifizio superiore dell' acquedotto di FALLOPIO (fossetta facciale, area nervi facialis) posto in immediata vicinanza della intersezione, ed una inferiore più ampia nella quale, come dissi, trovasi la fossetta cocleare (Fig. 8).

Testofig. 8.
Schema del fondo del condotto auditivo interno. Lato destro. *PA*, parete anteriore; *PE*, parete esterna; *IN*, intersezione; *anf*, area nervi facialis: *cf*, cresta falciforme; *aCh*, area cochleare; *avs*, area vestibularis superior; *avi*, area vestibularis inferior; *fs*, foramen singulare di MORGAGNI.

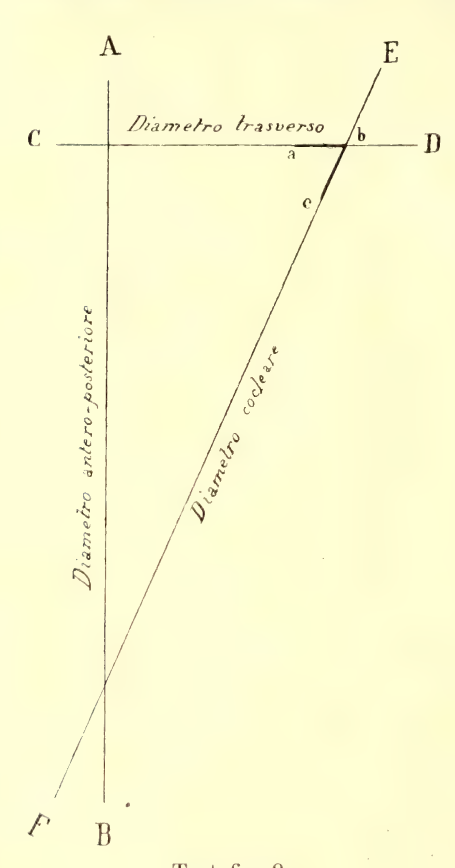
Il piano esterno (Fig. X) non oltrepassa in larghezza tre millimetri ed è costituito da una sottilissima lamina ossea. In esso non troviamo altro che l'estremità finale della cresta falciforme ed il foramen singulare di MORGAGNI, posto in basso e sul confine posteriore di questo piano. Si continua insensibilmente colla parete posteriore o corta del condotto auditivo interno.

L'intersezione (Fig. IX) resta divisa, come dicemmo, dalla porzione più esterna della cresta falciforme, in due parti: superiore ed inferiore (Fig. 8). Nella parte superiore troviamo l'area vestibularis superior, che presenta tre o quattro piccoli orifizî. Nella parte inferiore troviamo l'area vestibularis inferior, in cui si osservano due o tre forellini.

Talvolta si osserva come uno dei forellini dell' area vestibularis superior sia più grande degli altri e si riesca ad introdurvi una setola, la quale però si approfonda solo per qualche millimetro. In tali casi esiste nella base della piramide vestibulare di SCARPA un piccolo canalino a guisa di tunnel (Fig. III) che non va oltre i confini della stessa piramide. È certo che in simili casi per questo forellino passi uno dei tronchicini nervosi della branca superiore del nervo vestibolare più voluminoso degli altri e sia quello appunto che attraversando la piramide si distribuisce all' otricolo (nervo otricolare).

Il foramen singulare di MORGAGNI immette in un canalicolo, il quale, pur non cambiando la sua direzione, qualche volta presenta una o due leggerissime curve; ma io il più delle volte l'ho trovato rettilineo. La sua costante direzione è dall' alto al basso e dal-

l'avanti all' indietro, dirigendosi verso la parete anteriore del rigonfiamento ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore, dove incontra la propria macchia cribrosa (macula cribrosa minima). La sua lunghezza non oltrepassa i tre millim. e, come vedemmo, contrae rapporto di vicinanza colla parte esterna della parete inferiore del vestibolo, sotto la quale costantemente scorre (Fig. I, *AB*).



Testofig. 9.
Triangolo rettangolo costruito sulla base del cranio secondo le norme indicate nel testo.

Dai fatti suesposti appare chiaro come il vero fondo del condotto auditivo interno, come quello che realmente chiude questo canale nella sua estremità esterna, sia costituito dal piano esterno. Questo fondo o piano esterno corrisponde, come già sappiamo dallo studio delle pareti vestibolari, alla porzione interna della parete anteriore del vestibolo. Se noi, come io ho fatto, foriamo con un trapano sottile, la sottilissima lamina ossea che costituisce questo piano esterno o fondo, e la foriamo tanto superiormente che inferiormente alla estremità finale della cresta falciforme, noi vedremo con tutta chiarezza e facilità che i due fori artificialmente praticati si trovano: l'uno nel fondo della fossetta semiellittica e l'altro nel fondo della fossetta semisferica (V. parete anteriore del vestibolo).

Per comprendere con maggiore esattezza la disposizione del fondo del condotto auditivo interno, noi possiamo valerci del triangolo rettangolo, costruito per dimostrare la direzione del diametro cocleare.

L'angolo *abc* di questo triangolo ci rappresenta con esattezza la disposizione del fondo del condotto auditivo interno.

Il cateto *CD*, che passa per l'asse combinato dei due condotti

auditivi interni, ci può rappresentare quasi esattamente la sezione ottica longitudinale della parete anteriore o lunga di uno, nel nostro triangolo del destro, dei condotti auditivi interni. Quindi il tratto *ab* di questo cateto sarà la proiezione del piano anteriore e dell'ipotenusa *EF* (diametro cocleare) il tratto *cb* sarà la proiezione del piano esterno. Dunque il tratto *ab* ci rappresenterà il piano della base della chiocciola ed il tratto *cb* la porzione interna della parete anteriore del vestibolo. Nell' epilogo darò una dimostrazione ancora più convincente della posizione della chiocciola e del vestibolo in rapporto all' angolo *abc* ed agli angoli *abE* e *cbD*.

Guardando dall' alto al basso il preparato IX, nel lato corrispondente al segato dei due piani del fondo del condotto auditivo interno (Fig. IX) e mettendolo in raffronto coll' angolo *abc*, noi vediamo che il vero corrisponde esattamente all' immagine grafica, quindi la nostra dimostrazione ha un valore assolutamente positivo, ad onta che il cateto *CD* sia una linea convenzionale.

Epilogo.

Per ben comprendere ed apprezzare nel suo giusto valore l'idea sintetica sulla posizione ed orientazione delle diverse parti costituenti il labirinto, rispetto all' asse antero-posteriore del cranio, alla parete interna della cassa del timpano ed alla faccia esterna della squama del temporale, nella sua posizione naturale, noi abbiamo bisogno di una immagine grafica lineare, la quale, per quanto è possibile, ci dia un' idea esatta di tutti questi rapporti. Con nessun preparato, per quanto ben fatto e dimostrativo, noi potremo renderci ragione di questi fatti e fissarli nella nostra mente, quanto con una figura grafica così concepita, la quale ci servirà anche allo scopo di rendere più concisa ed efficace la nostra descrizione.

Risponde perfettamente allo scopo il nostro triangolo rettangolo. Ecco come l'ho potuto utilizzare anche per questa dimostrazione. Isolata una rocca petrosa, del lato destro di un adulto, come al preparato IV *A*, e liberatala tanto della punta che della base in modo da isolare la porzione nella quale è scavato il labirinto, ho eseguito un preparato simile all' VIII. Se non che invece di fare il taglio orizzontale paralello al labbro inferiore della finestra ovale, l'ho eseguito paralello al labbro superiore della stessa.

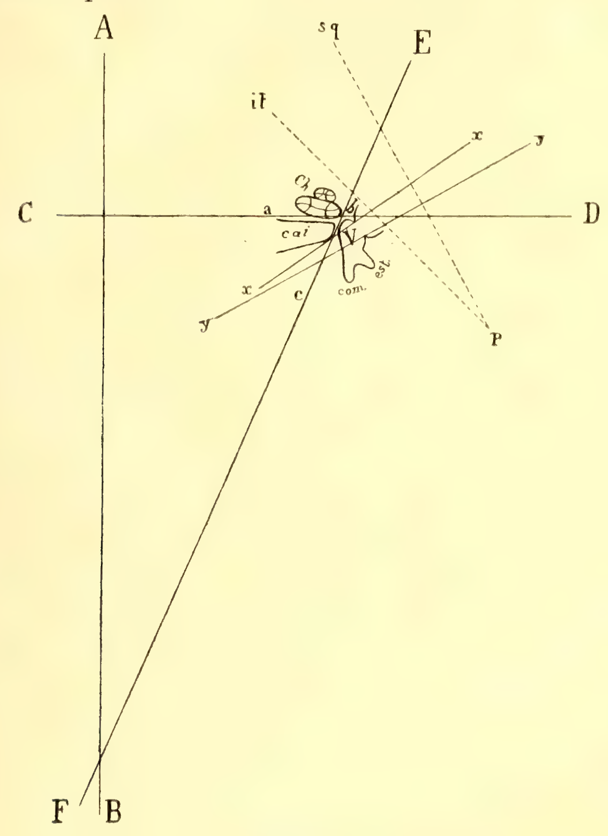
Tenendomi sulla direzione di questo labbro, ottenni lo scopo di conservare la maggior parte della cavità del vestibolo, di asportare solo la parete superiore del condotto auditivo interno e la sola parte

superiore della lamina di contorno del secondo e terzo giro della chiocciola. Così di questi tre elementi, dei quali specialmente è necessario studiare l'orientazione ed il rapporto reciproco, ottenni un bel preparato, la cui figura lineare non solo si poteva riprodurre con tutta facilità, ma anche ce ne offriva l'immagine d'insieme più completa che si potesse mai desiderare. Oltre a ciò era pur necessario ottenere da questo preparato l'insieme del piano della parete interna della cavità timpanica, onde poterne ricavare la proiezione per la nostra figura. Ciò ottenni facilmente conducendo, subito sotto al promontorio, un secondo taglio orizzontale, paralello al primo ed a tutto spessore, isolando così da questo pezzo di rocca una sezione ossea dello spessore di circa 6 mm. dalla quale finalmente fu necessario abradere anche il labbro inferiore del semicanalis tensoris tympani, perchè la proiezione del piano della parete interna timpanica non venisse disturbata dalla presenza di questo elemento.

Ricavati con ogni scrupolo i contorni del vestibolo, della chiocciola e del condotto auditivo interno, li riportai sull' angolo *abc* del nostro triangolo rettangolo, disponendoli nel modo qui appresso descritto.

Per essere rigorosamente esatti nella posizione da darsi alla immagine così ottenuta, bisognava sovrapporre l'asse della chiocciola alla linea *FE*, cioè al diametro cocleare, onde avere un punto esatto di guida per la orientazione della immagine grafica sull' angolo *abc*. Ma in tal caso tanto la proiezione del vestibolo come quella del condotto auditivo interno non avrebbero avuta una posizione fissa e facilmente reperibile; per cui si sarebbe ricavato pochissimo vantaggio dall' applicazione pratica della immagine grafica all' angolo *abc* del nostro triangolo rettangolo. Allora però vidi che spostando la chiocciola verso l'interno, cioè verso la linea *AB* e ponendola esattamente sull' angolo *abE*, col suo asse paralello alla linea *FE*, le proiezioni degli altri due elementi, cioè del vestibolo e del fondo del condotto auditivo interno, stavano esattamente il primo nell' angolo *cbD* ed il secondo nell' angolo *abc*. Preferendo però questa orientazione, bisogna scegliere come punto di guida la proiezione del condotto auditivo interno, disponendola in modo che la proiezione della sua parete anteriore sia prossima e paralella alla linea *CD* ed il suo fondo tocchi la linea *FE*. Ero così riescito completamente nel mio intento: di aver trovato a ciascuno di questi tre elementi una posizione fissa e facilmente reperibile, benchè convenzionale, e di aver ancora utilizzato per il mio scopo non solo l'angolo *abc*, ma anche gli angoli adiacenti *abE* e *cbD*, disponendo nell' angolo *abE* la proiezione

della chiocciola (*Ch*), nell' angolo *abc* la proiezione del fondo del condotto auditivo interno (*cai*) e nell' angolo *cbD* la proiezione del vestibolo (V). Non restava ora che trovare la proiezione del piano della parete interna timpanica a quella della faccia esterna della squama del temporale.



Testofig. 10.

Triangolo rettangolo come alla Fig. 7, con le proiezioni della chiocciola, del vestibolo e del fondo del condotto auditivo interno. *Ch*, chiocciola; *cai*, condotto auditivo interno: *V*, vestibolo; *com*, orifizio comune dei canali semicircolari superiore ed inferiore; *est*, orifizio del canale semicircolare esterno; *p*, *it*, proiezione della parete interna timpanica; *p*, *sq*, proiezione del piano della faccia esterna della squama del temporale; *xx*, *yy*, linee convergenti rappresentanti le proiezioni delle linee di confine fra le pareti vestibolari.

La proiezione del piano della parete interna del timpano (*p.it*) ci viene data esattamente dal preparato ed è facile segnarne la proiezione nella nostra figura (*p.it*). Avverto che la linea *p.it* non rappresenta una media desunta dallo studio di una serie di preparati, ma è l'espressione di un sol preparato, quindi suscettibile forse di qualche piccola variazione. Per ottenere la proiezione del piano

della faccia esterna della squama, io mi servii del temporale sinistro dello stesso individuo da cui fu ricavata la figura descritta. Questa proiezione (*p.sq*) ha un valore relativo, per la difficoltà di trovare con scrupolosa esattezza l'angolo di convergenza tra essa e quella della parete interna timpanica e perchè anch' essa è il risultato dello studio sopra un solo osso. Nel nostro caso le due proiezioni s'incontrano posteriormente ed all' esterno sotto un angolo di 17 gradi circa.

Benchè la nostra figura lineare, così concepita sia in qualche sua parte convenzionale e non scrupolosamente esatta, tuttavia è l'unica che ci offra un punto d'appoggio mnemonico considerevole e che possa darci una chiara idea della disposizione topografica delle diverse cavità del labirinto, guardate dalla base del cranio o dalla parete interna della cassa del timpano.

Parete interna o labirintica della cassa del timpano. — Non gli elementi in essa scolpiti, ma la direzione del suo piano ed alcuni suoi rapporti colle cavità labirintiche, a noi qui preme di chiarire.

Il suo piano non è paralello ad alcuna delle tre facce, nè ad alcuno dei tre margini e neppure alla base della rocca petrosa. L'asse della rocca e la sua proiezione s'incontrano sotto un angolo molto acuto (circa 15 gradi). Un' idea approssimativa della direzione del suo piano può esserci data dalla direzione del piano della squama del temporale; tenendo però presente che il piano della parete interna timpanica è più inclinato verso l'interno (17 gradi, nel caso nostro, Fig. 10 *p.it*—*p.sq*). La proiezione *p. it* (Fig. 10) indica la sua direzione. Per cui possiamo dire che questo piano guarda in avanti ed allo esterno. É interessante stabilire questo fatto, perchè la parete esterna del vestibolo (e quindi tutta la cavità del medesimo) si orienta, come vedremo, secondo la disposizione di questo piano.

Se con un sottilissimo trapano noi pratichiamo un profondo forellino nel mezzo ed a 2,5 mm. circa al disopra del margine superiore della finestra ovale, o meglio, della fossetta ovale, noi incontreremo il margine rilevato dell' orifizio ampollare del canale semicircolare superiore, che è quanto dire il confine della parete superiore del vestibolo. Come pure praticando allo stesso modo un forellino a poco più di un millim. nel mezzo ed al disotto del margine inferiore della medesima fossetta, noi rasenteremo quegli elementi

che costituiscono la parte più esterna della parete inferiore del vestibolo (lamina spirale ossea, lamina spirale secondaria, fessura vestibolo-timpanica).

Se per contro infiggiamo la punta del trapano ad un millimetro sopra e nel mezzo del margine superiore della fossetta ovale, noi incontreremo: 1) il canale di Fallopio, 2) l'orifizio ampollare del canale semicircolare esterno. Così pure operando alla stessa maniera a mezzo millim. o poco più, al disotto e nel mezzo del margine inferiore di questa fossetta, troveremo l'orifizio vestibolare della chiocciola.

Il becco di cucchiaio (rostrum cochleare) corrisponde quasi esattamente alla punta della piramide di Scarpa.

Con questi dati adunque e tenendo conto della direzione del vestibolo (che vedremo più avanti) noi potremo quasi con esattezza disegnare la forma di questa cavità sulla parete interna della cassa del timpano.

Sappiamo di già come a 4,5 o 5 mm. al davanti del margine anteriore della finestra ovale, dietro ed alquanto più in alto del labbro inferiore del semicanalis tensoris tympani, giace la punta della chiocciola, come pure ci è noto, che il promontorio corrisponde esattamente alla curvatura prossimale della porzione sigmoidea del canale cocleare.

Cavità del vestibolo. — Il vestibolo, interposto tra gli sbocchi dei canali semicircolari e la chiocciola, è una cavità di forma irregolarmente ovoidale. Appiattito dall' esterno all' interno, offre a considerare i seguenti diametri:

Diametro verticale	mm. 5,5	circa
Diametro antero-posteriore . . .	» 6	»
Diametro trasverso	» 3,5	»

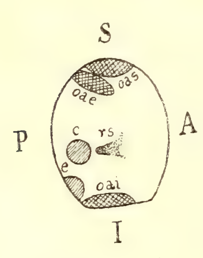
Il diametro verticale fu misurato dal margine dell' orifizio ampollare del canale semicircolare inferiore o posteriore, al margine di quello superiore.

Il diametro antero-posteriore, dal punto più concavo della fossetta semisferica, alla eminenza esistente fra i due orifizî non ampollari: comune dei canali semicircolare superiore ed inferiore o posteriore e quello del canale semicircolare esterno. Tali due punti sono i più diretti e lontani che esistano in questo senso.

Il diametro trasverso, dalla faccia interna del margine posteriore della finestra ovale, al recessus sulciformis di Morgagni, che sono i due punti più diretti.

L'asse verticale del vestibolo offre una manifesta inclinazione all' indietro, per cui tutta la cavità di esso assume una direzione che va dall' alto al basso e dall' indietro all' avanti. Questa direzione ci è indicata, sulla parete interna del timpano, dalla inclinazione della finestra ovale. Per lo che una linea perpendicolare al grande asse della finestra ovale, può, in via approssimativa, segnarci questa direzione del vestibolo.

L'asse antero-posteriore non va schiettamente dall' indietro all'avanti, ma volge anche verso l'interno, per cui la sua direzione è dall' indietro all' avanti e dall' esterno all' interno; per la qual cosa tutta la cavità vestibolare assume questa orientazione. Da ciò segue che la parete esterna della medesima è anche diretta leggermente in avanti, quella interna indietro, quella posteriore all' esterno e quella anteriore all' interno (Fig. 10). Quindi abbiamo: che l'asse antero-posteriore del vestibolo non è paralello all' asse antero-posteriore del cranio, ma quello converge con questo in avanti ad angolo acuto, e che non è neppure paralello alla proiezione del piano della parete interna della cassa del timpano, perchè anche queste due linee convergono in avanti sotto un angolo però assai più acuto. Sicchè la parete interna timpanica converge più all' interno di quello che non faccia l'asse antero-posteriore del vestibolo. Per cui abbiamo, come risultato finale di questo studio, che l'asse antero-posteriore del vestibolo è quasi paralello al piano della faccia esterna della squama del temporale.



Testofig. 11.
Schema dello sbocco dei canali semicircolari nella cavità del vestibolo, vista dal lato della parete interna timpanica. Late destro. *S*, superiore; *I*, inferiore; *P*, posteriore; *A*, anteriore; *rs*, recessus sulciformis i MORGAGNI. Le altre lettere come alla Fig. 3.

Uno sguardo alla Fig. 10 ed alla posizione che il vestibolo occupa nell' angolo *cbD* in rapporto alle linee *p.it* e *p.sq*, servirà per acquistare piena convinzione delle cose qui esposte.

Riguardo allo sbocco dei canali semicircolari nella cavità del vestibolo, qui dobbiamo dire solamente che avviene in quattro delle sue sei pareti, cioè in quella superiore, in quella inferiore, in parte di quella esterna ed in quella posteriore (Fig. 11). Nelle prime tre troviamo gli orifizî ampollari, nell' ultima per contro i non ampollari.

C a n a l e c o c l e a r e. — Il canale osseo cocleare si origina per due larghi orifizî: finestra rotonda ed orifizio vestibolare, che lo fanno ampiamente comunicare coll' esterno e colla cavità del vestibolo. Questi due orifizî, di cui il primo guarda verso l'interno ed alquanto

all' indietro ed il secondo posteriormente e leggermente in fuori ed in basso, comunicherebbero ampiamente fra loro se non si interponessero la lamina spirale ossea e la lamina spirale secondaria. Per cui comunicano solo per mezzo della fessura vestibolo-timpanica.

Così originatosi adunque, il canale cocleare si dirige immediatamente in alto ed in fuori; sempre mantenendosi in questa ultima direzione, volge quasi subito in basso e dopo breve cammino incomincia di nuovo a dirigersi gradatamente in alto e nello stesso tempo verso l'interno; sempre più accentuando il suo cammino verso questa direzione, arriviamo ad un massimo in cui il canale cocleare si è approfondato di circa 6 mm. verso l'interno e si è contemporaneamente riportato in alto, fino a livello circa del margine inferiore della finestra ovale. Questo è il punto dove finisce quella che noi abbiamo chiamata porzione sigmoidea del primo giro. Quindi diciamo che la porzione sigmoidea incominciando nell' orifizio vestibolare e nella finestra rotonda, finisce nel punto in cui il canale cocleare riportandosi in alto, giunge al livello circa del margine inferiore della finestra ovale.

La porzione sigmoidea del primo giro è caratterizzata dal fatto che in essa notiamo due curvature. La prima, curvatura prossimale, è meno ampia e volge la sua concavità in basso ed alquanto posteriormente, la seconda, curvatura distale, è più ampia e volge la sua curvatura in alto, allo esterno ed alquanto anche allo indietro.

Prendendo come punti di partenza il margine inferiore della finestra ovale e l'angolo di unione fra questo margine e quello anteriore, per misurare il grado di spostamento in basso del canale cocleare nel punto massimo di curvatura della curvatura distale, noi abbiamo che: il grado di spostamento in basso è di 5 mm. circa ed il punto massimo di curvatura trovasi a circa 7 mm. dall' angolo di unione sopra indicato.

Nel punto dove cessa la porzione sigmoidea del primo giro, il canale cocleare incontra il modiolo, attorno al quale descrive i suoi giri spirali e da questo stesso punto si porta verso un piano più interno ed anteriore della cavità vestibolare (Fig. 11) disponendosi colla sua base quasi parallelamente alla parete anteriore del condotto auditivo interno; da questo punto finalmente assume la sua direzione in avanti ed all' esterno, indicataci dal diametro *EF* del nostro triangolo rettangolo.

Alcune delle differenze esistenti fra la porzione sigmoidea del primo giro ed i giri spirali della chiocciola, o chiocciola propria-

mente detta, furono indicate di già nella parte descrittiva. Ma altre ancora ne esistono, che qui conviene porre in rilievo.

I giri spirali sono molto ravvicinati fra loro e sovrapposti, mentre la porzione sigmoidea si può dire che non faccia corpo colla chiocciola propriamente detta altro che per continuità. I giri spirali si avvolgono intorno ad un asse determinato, mentre la porzione sigmoidea non ha alcun rapporto con questo asse. I giri spirali finalmente hanno rapporto col piano anteriore del fondo del condotto auditivo interno, colla parete anteriore del vestibolo e colla prima porzione dell' acquedotto di Fallopio, mentre la porzione sigmoidea è ben lontana da tutti questi elementi.

La porzione sigmoidea, e più precisamente la curvatura prossimale della stessa, forma il promontorio, mentre i giri spirali non prendono parte alcuna alla formazione di questa prominenza. La porzione sigmoidea scorre nella parte postero-esterna ed inferiore della parete interna della cassa del timpano, mentre i giri spirali si trovano dietro alla parte antero-interna della stessa parete. L'acquedotto della chiocciola sbocca nella porzione sigmoidea.

I giri spirali sono disposti in modo che hanno al davanti il semicanalis tensoris timpani, all' indietro la parete anteriore del fondo del condotto auditivo interno, superiormente la prima porzione dell' acquedotto di Fallopio ed il semicanalis nervi vidiani, inferiormente ed alquanto verso l'esterno, la porzione sigmoidea del primo giro, esternamente ma in un piano più posteriore, la cavità del vestibolo.

La posizione dei giri spirali nell' angolo abE ci fornirà la prova più convincente di alcuno fra i rapporti qui sopra indicati.

L'hamulus della lamina spirale ossea, guarda costantemente, come dicemmo, la punta della rocca, ossia all' interno ed in avanti.

Fondo del condotto auditivo interno. — Conosciamo già la peculiare disposizione di questo fondo e qualcuno dei suoi principali rapporti. Sappiamo anche che per l'esistenza ed il decorso della cresta falciforme, tanto il piano anteriore, quanto l'intersezione, come pure il piano esterno restano divisi in due parti: superiore ed inferiore.

Nella parte superiore del piano anteriore troviamo l'orifizio superiore dell' acquedotto di Fallopio; tra questo e la cresta falciforme esiste un breve tratto liscio di parete, al quale anteriormente corrisponde il punto di passaggio, circa, tra il primo ed il secondo giro del canale cocleare. Al disotto della cresta falciforme trovasi la

fossetta cocleare, dove riposa la base dei giri spirali della chiocciola, o chiocciola propriamente detta.

La parete esterna ha rapporto colla parete anteriore del vestibolo e più precisamente colla sua porzione interna. La parte superiore di questa parete corrisponde alla fossetta semiellittica, quella inferiore alla fossetta semisferica. L'estremità finale della cresta falciforme corrisponde quasi esattamente alla cresta del vestibolo; questa è di poco spostata più in alto.

Caratteristica è la sua posizione nell' angolo *abc* rispetto alla chiocciola che ha al davanti ed alla cavità del vestibolo che trovasi quasi applicata al suo vero fondo, cioè al suo lato esterno.

Giunto al termine di questo lungo e faticosissimo lavoro, opera esclusiva delle mie povere forze, pensato e studiato con coscienza sulla mia collezione di preparati, abbellito di figure, quali schematiche, che riproducono il concetto anatomico che io mi son fatto di questa o quella particolarità morfologica, e quali esattamente copiate dal vero, a riprodurre le quali ho posta tutta quanta l'attenzione e la poca abilità mia, non è senza tema che io mi fo un augurio.

E l'augurio è questo: che venga letto e controllato con coscienza, come con coscienza fu fatto.

Lucignano, 7. Settembre 1901.

Spiegazione delle figure.

Tavola XXI.

Tutte le dieci figure che accompagnano questo lavoro sono state ricavate da ossa temporali di uomo adulto ed ingrandite due volte dal vero.

Perchè questo ingrandimento riescisse scrupolosamente esatto, io ho anzitutto fotografati i preparati all' ingrandimento suesposto. Le fotografie furono fatte col mio Apparecchio microfotografico, ridotto ad Apparecchio fotografico verticale, indispensabile nel mio caso, mediante l'applicazione di un obbiettivo fotografico comune. Delucidando poscia le positive, io ottenevo che i contorni della figura e dei suoi dettagli rispondevano perfettamente al vero. Colla guida da ultimo delle stesse positive e dei preparati, osservati attraverso ad una lente convergente, disegnai con la maggiore attenzione possibile tutte le particolarità anatomiche che da ciascuno di essi venivano poste in evidenza.

Così adunque ottenni queste dieci figure.

Fig. I. Rocca petrosa di un temporale destro, condizionata come al preparato VII. *A*, sezione anteriore; *B*, sezione posteriore.

Fig. II. Rocca petrosa di un temporale sinistro, condizionata come al preparato VIII. *A*, sezione superiore; *B*, sezione inferiore.

Fig. III. Rocca petrosa di un temporale destro, condizionata come al preparato VI. Per la posizione che convenne dare al preparato, la parete interna del vestibolo non si vede nella sua totalità.

Fig. IV. Rocca petrosa di un temporale destro, condizionata come al preparato IV *B*.

Fig. V. Dalla rocca petrosa di un temporale destro. Le due macchie cribrose sono state alquanto esagerate, perchè si vedano con maggior chiarezza.

Fig. VI. Rocca petrosa di un temporale sinistro, condizionata come al preparato IV *A*.

Fig. VII. Rocca petrosa di un temporale destro, condizionata come al preparato V.

Fig. VIII, IX e X. Rocca petrosa di un temporale destro, condizionata come al preparato IX. Le tre figure fanno vedere questo interessantissimo preparato in tre diverse posizioni.

Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung bei Polystomum integerrimum Rud.

Von

Richard Goldschmidt.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXII—XXIV.

Seit ZELLER's grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklung des *Polystomum integerrimum* (53, 54), wurden die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei dieses Parasiten, wie überhaupt aller Trematoden, nicht wieder untersucht. Die merkwürdigen Angaben ZELLER's über die Vorgänge im frisch abgelegten *Polystomum*-Ei sind daher bis auf den heutigen Tag weder bestätigt noch mit den seither gewonnenen Vorstellungen über Zelltheilung in Einklang gebracht worden. Und da auch bei den digenetischen Trematoden über die Erscheinungen der Eireifung und Befruchtung vollständiges Dunkel herrscht[1], war es möglich, dass BRAUN auf Grund der Angaben ZELLER's (s. u. p. 421) vermuthen konnte (7), dass jene Erscheinungen bei dieser Abtheilung in ganz besonderer Weise ablaufen. Um diese Fragen ihrer Lösung etwas näher zu rücken und zugleich die Zellforscher auf Erscheinungen aufmerksam zu machen, die an diesem Objekt in besonders merkwürdiger Ausprägung auftreten, entschloss ich mich, meine Beobachtungen mitzutheilen, obwohl mir ihre große Lückenhaftigkeit sehr wohl bewusst ist.

Im Anschluss an die Darstellung der ersten Vorgänge im Ei, wird Einiges über die Theilung in den Furchungs- und Embryonalzellen mitgetheilt werden, was in willkommener Weise Lücken unseres eigentlichen Gegenstandes zu ergänzen und Manches zu berichtigen geeignet scheint[2].

---

[1] Eine Angabe von v. LINSTOW (37) für *Distomum cylindraceum* darf als sehr unwahrscheinlich hier übergangen werden (s. p. 421).

[2] Man wird erstaunen, dass ich cytologische Einzelheiten aus der Embryonalentwicklung eines monogenetischen Trematoden mittheile, ohne auf die ganz

Material und Methoden.

Zur Beschaffung des Untersuchungsmaterials erwiesen sich als geeignet Frösche (*Rana temporaria*) aus dem benachbarten Hockenheim, die ziemlich reichlich mit *Polystomum* inficirt waren (von 100 Fröschen enthielten 60 zusammen 160 Polystomen), während die am Neckar bei Heidelberg lebenden Frösche vollständig frei sind von diesen Parasiten. Die Eier sind leicht in großen Mengen zu haben, mit der einzigen Unannehmlichkeit, dass man auf eine bestimmte Jahreszeit, das erste Frühjahr, angewiesen ist. Zum Sammeln der Eier bediente ich mich der von Zeller (54) angegebenen Methode. Die Frösche wurden im warmen Zimmer in Früchtegläsern gehalten, deren Boden etwa 2 cm hoch mit Wasser bedeckt war. In bestimmten Intervallen wurde dann das Wasser abgegossen und die Eier mit der Pipette in Uhrschälchen übertragen und theils konservirt, theils zur weiteren Entwicklung in die feuchte Kammer gestellt. Zeller's Angaben über die Dauer der Entwicklung, ihre Abhängigkeit von der Temperatur, das Einwandern der jungen Thiere in die Kiemenhöhle der Kaulquappen etc. kann ich sämmtlich bestätigen.

Einen Fortschritt gegenüber den früheren Untersuchungen zu erzielen, war natürlich nur mit Hilfe der Schneidetechnik möglich. Dieser aber stellen die schlecht durchlässigen und sehr elastischen Schalen kaum überwindbare Schwierigkeiten in den Weg. So bin ich denn trotz vieler Versuche und langer Beschäftigung mit dem Gegenstand nicht im Stande, eine zuverlässige Methode anzugeben. Dasselbe Verfahren, das mir heute die schönsten Präparate gab, versagte ein anderes Mal vollständig.

Zum Abtödten benutzte ich die Wärme. Die Eier wurden mit kochendem Wasser übergossen und schnell wieder abgekühlt. Die Konservirung geschah mit Alkoholessigsäure (4 Theile Alkohol 95%, 1 Theil Essigsäure 43%), die bekanntlich sehr leicht eindringt. Wegen des hohen Alkoholgehalts muss diese Flüssigkeit sehr vorsichtig zugesetzt werden; daher kommen die Eier zunächst mit einer ziemlich verdünnten Lösung in Berührung, woraus die Nothwendigkeit der vorherigen Fixirung durch Hitze erhellt. Die Essigsäure wird darauf mit 50% Alkohol ausgewaschen und dann werden die Objekte vorsichtig in starken Alkohol übergeführt. Die Änderung der Koncentration ist nur durch langsame Diffusion möglich, da jede plötzliche Erhöhung — selbst nur um 5% — ein sofortiges Zusammenfallen der Schale im Gefolge hat. Das Übertragen in das Vorharz muss wieder mit der gleichen Vorsicht geschehen. Ich verwandte Xylol, das Anfangs tropfenweise, später etwas schneller zugesetzt wurde. Chloroform, Benzin, Benzol, Terpentinöl und Mischungen dieser erwiesen sich als nicht geeignet, da die Eier darin obenauf schwammen. Nur ein einziges Mal gelang ein Versuch mit Chloroform aus unerklärlichen Gründen vorzüglich. Übrigens schwamm auch im Xylol ein kleiner Theil der Eier immer obenauf und ging zu Grunde.

Trotz mancher Schwierigkeiten lassen sich die Proceduren bis hierher bei der nöthigen Sorgfalt doch mit Sicherheit ausführen. Die größte Tücke entfaltet

---

unbekannte Entwicklung selbst einzugehen. Ich bin in der That von der Untersuchung dieses Gegenstandes ausgegangen, gelangte aber wegen der großen technischen Schwierigkeiten noch nicht dazu, einen vollständigen Überblick über die Entwicklung zu bekommen. Ich hoffe aber später einmal auf diesen Gegenstand zurückzukommen (s. Nachtrag).

unser Objekt erst bei der Durchtränkung mit Paraffin. Bisweilen ging diese ohne jede Schwierigkeit vor sich. Dann aber kam es vor, dass ein Theil der Eier das Paraffin aufnahm, ein anderer Theil aber nur bis zu einem gewissen Grade. In letzteren blieb eine Mischung von Xylol und Paraffin, die selbst bei mehrtägigem Verweilen in reinem Paraffin nicht durch dieses ersetzt wurde. Sehr häufig waren es sogar sämmtliche Eier, welche auf diese Art die Einbettung unmöglich machten. Oft war dies bei frisch konservirtem Material der Fall, in erhöhtem Maße aber bei solchem, das im Frühjahr gesammelt und bis zu seiner Untersuchung in starkem Alkohol aufbewahrt worden war. Dass längerer Aufenthalt in starkem Alkohol Eischalen undurchlässig macht, hat auch van der Stricht bei *Thysanozoon* erfahren (46); in unserem Falle gab aber auch eine thunlichst schnelle Behandlung keinen sicheren Erfolg.

Die meist 5 μ dicken Schnittserien, bei deren Anfertigung mit Erfolg die Heider'sche Kollodiummastixlösung angewandt wurde, um das Herausbrechen der Eier aus dem Paraffin zu verhindern, wurden auf verschiedene Weise gefärbt. (Eine Färbung in toto gelingt nur mit einem Essigsäurekarmin[1] bei langer Einwirkung in der Wärme.) Die besten Bilder gab sehr verdünntes Delafield-sches Hämatoxylin, ferner Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure nach van Gieson und Boraxkarmin mit Bleu de Lyon. Eisenhämatoxylin war nicht geeignet.

Das Ei.

In Bezug auf das Aussehen und die Zusammensetzung des in das Wasser abgelegten Eies habe ich der bekannten Beschreibung Zeller's wenig Neues zuzufügen und verweise auf dessen Abbildungen. Die Form der Eier finde ich nicht konstant. Sie schwankt im Allgemeinen zwischen zwei Typen, einem kurzen eiförmigen und einem länglich ellipsoidischen. Etwas abweichend erscheint eine längliche Form, deren das Knöpfchen tragendes Hinterende plötzlich sich verjüngt und durch eine Furche von dem übrigen Theil des Eies abgesetzt ist. Das erwähnte Knöpfchen, das bekanntlich von Zeller als Stielrudiment gedeutet wird, erweist sich im Schnitte als eine Verdickung der Schale, in die feine, stark lichtbrechende Körnchen eingelagert sind.

Die die Eizelle umgebenden Dotterzellen enthalten jede einen Kern von charakteristischer Struktur. Er ist außen von einer dicken, stark färbbaren Schicht begrenzt, die ursprünglich kreisförmige Konturen hat, später aber unregelmäßig lappig wird (Fig. 6). Mit dem das Centrum des Kernes einnehmenden, stark gefärbten Nucleolus, der bald homogen erscheint, bald einige hellere Tröpfchen enthält, ist diese Außenschicht durch feine radiäre Bälkchen verbunden, die ich als den Ausdruck einer einfachen Wabenschicht ansehe. In den

[1] Karmin wird in Ammoniak gelöst und mit Säure wieder ausgefällt. Die Säure wird ausgewaschen und das Ammoniak abgedunstet und das Karmin dann in Eisessig gelöst.

Knotenpunkten der Waben, also in der Peripherie des Nucleolus und an der inneren Grenze der stark gefärbten Außenschicht, finden sich regelmäßig sehr kleine stark lichtbrechende und gefärbte Körnchen.

Die Eizelle selbst ist dem Deckelpole des Eies genähert, kugelrund und misst im Durchmesser 0,053 mm. Ihr Plasma, welches sich ziemlich stark färbt, erscheint bei schwacher Vergrößerung feinkörnig, erweist sich aber bei Betrachtung mit sehr starken Systemen als feinschaumig, aus gleich großen Waben bestehend, deren Wände gefärbt sind, während der Inhalt ungefärbt bleibt. Das Plasma ist durchaus gleichmäßig strukturirt und enthält keinerlei geformte deutoplasmatische Einschlüsse. Bisweilen findet man im Plasma einzelne kleine runde Plättchen von gelblicher Farbe und starker Lichtbrechung. Es scheint aber, dass sie nur durch das Schneiden ins Ei gepresst werden; in der Nähe des Eies findet man sie häufig zwischen den Dotterzellen, oft zu eigenartigen Gruppen angeordnet. Über ihre Bedeutung weiß ich nichts zu sagen. ZELLER, der sie auch gesehen hat, meint, sie bestünden aus der gleichen Substanz wie die Schale.

Die Eizelle ist nackt. Von einer Dotterhaut habe ich weder vor noch nach der Befruchtung etwas bemerken können, eben so wenig wie VAN BENEDEN (1) und STIEDA (44). ZELLER's Angabe hierüber scheint demnach irrig zu sein.

Excentrisch im Ei (Fig. 2) liegt der große bläschenförmige, ein wenig abgeplattete Kern. Er ist scharf begrenzt von einer deutlich doppelt kontourirten, stark gefärbten Kernmembran, wie ZELLER angiebt. Er hat einen Durchmesser von 0,027 mm, also etwa die Hälfte des ganzen Eies. Sein Innenraum enthält ein schwach färbbares, maschiges (alveoläres) Kerngerüst (Fig. 2), in das der große Nucleolus eingelagert ist, dessen Durchmesser 0,011 mm beträgt. Er färbt sich mit Chromatinfarbstoffen sehr intensiv und ist nicht homogen, sondern mit feinen, stark lichtbrechenden Tröpfchen erfüllt, zeigt also auch einen alveolären Bau[1].

Es mögen hier auch noch einige Anomalien Erwähnung finden, die ich gelegentlich beobachtete. Es finden sich bisweilen taube Eier, die nur von einer theils glasigen, theils körnigen Dottermasse erfüllt sind, in der Zellgrenzen nicht wahrgenommen werden. Ferner kamen Eier vor, die zwei Eizellen enthielten. Es scheint, dass diese sich wenigstens eine Zeit lang weiter entwickeln können, da ich einmal zwei Furchungsstadien von je vier Zellen in einem Ei fand.

Litteratur. Entdeckt wurden die Eier des *Polystomum* durch V. SIEBOLD (42). Später hat sie auch LEUCKART (34) gesehen und kurz beschrieben. Eine eingehende Schilderung ihrer Entstehung, Zusammensetzung und Weiterentwicklung gab erst VAN BENEDEN (1), mit dessen Abhandlung gleichzeitig auch

[1] In diesem Fall als pseudowabig zu bezeichnen.

eine Arbeit von STIEDA (44) erschien. Zwei Jahre später, 1872, erschienen gleichzeitig die Arbeiten von Zeller (53) und von v. WILLEMOES-SUHM (51). In einer weiteren Arbeit vervollständigte ZELLER (54) seine früheren Angaben.

I. Die Reifung des Eies.

a. Bis zur Bildung der ersten Richtungsspindel.

Das in das Wasser abgelegte Ei ist noch nicht befruchtet und hat auch noch nicht den Process der Eireifung durchlaufen. Es muss dies betont werden, weil allgemein die Ansicht herrscht (BRAUN [7], LEUCKART [35]), die Befruchtung müsse bei den Trematoden vor der Bildung der Schale geschehen, demnach erstere sowohl wie die Eireifung schon in den Geschlechtswegen des Thieres stattfinden (s. u.). Die Eier des *Polystomum* gehören zu der Gruppe von Eiern, bei denen die Eireifung gleichzeitig mit der Befruchtung verläuft, also erst durch das Eindringen des Spermatozoon veranlasst wird. Der Übersichtlichkeit halber aber soll zunächst die Bildung der Richtungskörperchen und des Eikerns geschildert werden, und dann erst die Verwandlung des Spermatozoon in den Samenkern.

Die erste Veränderung, die wir am frisch abgelegten Ei wahrnehmen (Fig. 3), betrifft den Kern, der sich an einer Seite flach einbuchtet; die Einbuchtung wird allmählich tiefer, während auch auf anderen Seiten die Grenze des Kernes unregelmäßig wird. Das in die erwähnte Einbuchtung des Kernes hineinragende Plasma ist zu gleicher Zeit viel dichter geworden. Es färbt sich daher dunkler und zeigt bei genauem Studium die Andeutung einer radiären Anordnung um ein im Centrum der verdichteten Substanz liegendes Korn (Fig. 3 *c*). Es liegt auf der Hand, dass dies das Centrosom mit der verdichteten sogen. Sphärensubstanz ist. Sein Auftreten an der eingebuchteten Stelle des Kernes, was ähnlich auch an anderen Objekten beobachtet wurde, könnte leicht einen nuclearen Ursprung des Centrosoms vermuthen lassen. Ich neige aber der Ansicht zu, dass es an der Stelle seines ersten Erscheinens im Plasma selbst entstanden ist, also auch kein permanentes Zellorgan ist. Ob ein Zusammenhang zwischen der Lage des Centrosoms und der Eintrittsstelle des Spermatozoons besteht, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben.

Gleichzeitig hat nun auch der Nucleolus sich zu verändern begonnen. Er hat eine ovale Gestalt angenommen und sich auch etwas vergrößert (Fig. 3). Die nun folgenden Vorgänge führen zu seinem Zerfall, scheinen aber so schnell zu verlaufen[1], dass ich nur den An-

[1] s. Nachtrag.

fang und das Ende des Vorgangs in meinen Präparaten finde. Fig. 13 zeigt einen solchen Kern mit stark angewachsenem Nucleolus, von dessen Peripherie sich ein intensiv gefärbtes Kügelchen loslöst, ein Vorgang, den auch schon ZELLER beobachtete. Ziemlich unvermittelt schließen sich hieran die in Figg. 4, 5, 8 dargestellten Stadien. Das, was vor Allem auffällt, sind die zahlreichen, großen und intensiv gefärbten Kugeln, welche einen großen Theil des Eies ausfüllen und das mikroskopische Bild vollständig beherrschen. Sie sind von ziemlich ungleicher Größe und zeigen denselben feinvacuolisirten Bau wie der Nucleolus. Die größten erreichen einen Durchmesser von etwa 5 μ, also ungefähr die Hälfte des Nucleolus. Wir wollen sie vor der Hand mit einer von BÖHM (3) angewandten Bezeichnung Karyomeriten[1] benennen. Ihre Zahl scheint nicht konstant zu sein, schwankt aber nur in engen Grenzen. In mehreren Fällen, z. B. Fig. 4 und 8, habe ich 16 gezählt. Das Ei, von dem Fig. 5 einen Schnitt darstellt, enthält jedoch ungefähr 20. Das Vorkommen der Zahl 16 in vielen Fällen ist von Interesse, weil die Chromosomenzahl bei unserem Objekte acht beträgt. Später wird davon noch die Rede sein.

Diese Karyomeriten liegen nun nicht frei im Eiplasma, sondern sind von eigenartigen Höfen umgeben. Es liegt immer eine größere Anzahl von Kugeln in einem gemeinsamen Hof (Fig. 4, 8). Dieser letztere ist immer von einem scharfen Kontour begrenzt und erscheint merkwürdig gelappt, gleichsam amöbenartig. Ursprünglich stehen die einzelnen Lappen der verschiedenen Höfe durch Brücken mit einander in Verbindung, so dass man eigentlich nur von einem einzigen starkgelappten Gebilde reden kann. Das Ei der Fig. 4 zeigt dieses Stadium, die Verbindungen liegen aber meist in einer anderen Schnittebene. Später aber haben wir getrennte Höfe, die oft ein eigenartig zerrissenes Aussehen besitzen. Die Struktur dieser Höfe ist eine verschiedene. Oft erscheinen sie viel heller als der Eidotter gefärbt, ja fast farblos und lassen keinerlei feineren Bau erkennen. In diesem Falle nehmen sie bei Färbung mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon einen bläulichen Ton an. Öfter aber erscheinen sie auf diesem Stadium ein wenig dunkler als das übrige Plasma und zeichnen sich von diesem durch ihr homogenes fast glasiges Aussehen aus (Figg. 4 und 8). Sie lassen bei stärkster Vergrößerung eine

[1] BÖHM bezeichnet mit diesem Ausdruck nicht genau das Gleiche. Er nennt diese Theile des unbefruchteten Eikerns Ovomeriten, die entsprechenden des Samenkerns Spermatomeriten, und erst die des Furchungskerns Karyomeriten. Ich möchte aber die ersteren beiden Termini vermeiden, da sie falsche Vorstellungen erwecken können (s. p. 434).

Struktur erkennen, die noch feiner als die des Eiplasmas ist. Umgeben sind dann diese Höfe von einem zarten helleren Saum, der an eine etwas dunklere Schicht des Eiplasmas grenzt (Figg. 4 und 8). Ob diesem verschiedenen Aussehen der Höfe eine Bedeutung zukommt, und welche, wage ich nicht zu entscheiden. Vielleicht stellen die dunklen Höfe einen späteren Zustand dar, was mit den Verhältnissen in kleineren Furchungszellen übereinstimmen würde. Später werden wir darauf noch einmal zurückkommen müssen.

Was sind nun diese Karyomeriten und ihre Höfe? Nichts Anderes als Theile des zerfallenen Kernes und seines Kernkörpers. Wir müssen annehmen, dass der Nucleolus sich in so viel Stücke getheilt hat als Karyomeriten vorhanden sind, und zwar möglicherweise simultan, da keinerlei Zwischenstadien zur Beobachtung kamen. Der Kern selbst ist lappig geworden, vielleicht durch eigene amöboide Bewegungen und dann in die Stücke zerfallen, die als Höfe die Karyomeriten einschließen. Höfe wie Karyomeriten haben dabei ihr Volumen vergrößert, erstere wohl nur wenig, letztere aber beträchtlich, da ihr Gesammtvolumen schätzungsweise das Vierfache des Volumens des Nucleolus beträgt. Wir können vielleicht annehmen, dass dieses Wachsthum auf eine Quellung zurückzuführen ist, wobei den Höfen die Flüssigkeit entnommen wurde, wodurch sich auch ihre dichtere Struktur erklärte.

Über das Verhalten der achromatischen Theile während dieser Vorgänge kann ich leider nur sehr wenig angeben; das was dieselben kenntlich macht, die Strahlungen, sind in meinen Präparaten, auch anderer Stadien, immer erst auf der Höhe des Theilungsvorganges deutlich[1]. Fig. 5 zeigt auf der von den Karyomeriten frei gelassenen Seite des Eies einen großen ovalen Bezirk, der durch seine schwächere Färbung auffällt und von einer dunkleren Zone des Plasmas begrenzt wird. Im Inneren lassen sich zwei blasse Kügelchen erkennen (*c*), deren Lage es allerdings nicht ganz sicher erscheinen lässt, ob wir es mit dem getheilten Centrosom zu thun haben. Fig. 8, *c* zeigt dann ein deutliches Centrosom, umgeben von einer schwachen Strahlung. Nach seiner polaren Lage müsste zu erwarten sein, dass auch am entgegengesetzten Pol ein solches liege; letzteres war aber weder in diesem noch den folgenden Schnitten zu finden.

Der Eikern befindet sich also jetzt auf einem Stadium, das wir dem Spirem anderer Kerne vergleichen müssen, wenn es auch einen

---

[1] s. Nachtrag.

ganz ungewohnten Anblick darbietet. Nunmehr geht er zur Bildung der ersten Richtungsspindel über. Leider besitze ich nur zwei Bilder, die geeignet sind zu zeigen, auf welche Weise die Chromosomen aus den Karyomeriten entstehen. Ich muss dafür auf die allerdings auch sehr lückenhafte Darstellung, die später für die Furchungszellen gegeben wird, verweisen. Fig. 10 zeigt ein Ei, in dem die Karyomeriten zum großen Theil bereits sichtlich kleiner geworden sind, was übrigens auch in Fig. 8 schon zu erkennen ist. Sie liegen wieder in den hellen Höfen und nehmen die eine Seite des Eies ein. Bei *ch* sieht man nun in einem solchen Hof neben einem kleinen Karyomeriten ein gleich dunkel gefärbtes leicht gebogenes Stäbchen liegen, das sofort an ein Chromosom denken lässt. Eben so sehen wir bei *ch*, in den hellen Hof ein solches Stäbchen eingeschlossen, ebenfalls gemeinsam mit einem kleinen, hier etwas blasser gefärbten Karyomerit. Ob man annehmen muss, dass von zwei zusammengehörigen Karyomeriten jeder eine Hälfte des Chromosoms bildet oder ob aus einem Karyomerit das Chromosom herauswächst, wie dies auch für die Furchungszellen gilt, ist nicht zu entscheiden, wenn auch letzteres wahrscheinlicher ist. Die Verbindung mit den Karyomeriten ist vielleicht durchschnitten. (Es fehlen zu dem Präparat leider auch die folgenden Schnitte.) Das andere hierher gehörige Präparat ist in Fig. 9 abgebildet. Wir sehen eine Anzahl Karyomeriten in ihren etwas dunkler gefärbten Höfen liegen. Diese letzteren erscheinen als eigenartige hufeisenförmig gebogene Bänder. Außerdem aber bemerken wir hier einige dunkler gefärbte fadenartige Züge, in deren Verlauf kleine, stärker gefärbte Körnchen eingelagert zu sein scheinen. Es sind dies aber Knickungsstellen der Fäden. Sie lassen eine deutliche Schleifenform erkennen und verlaufen zum Theil auf der Grenze der Höfe. Auch in diesem Falle muss ich die genauere Deutung der Zukunft überlassen und weise nur darauf hin, dass später ähnliche Bilder aus Embryonalzellen beschrieben werden, die in Bezug auf die eigenartigen dunklen Höfe, wie auch die Form der gefärbten Fäden erkennen lässt, dass es sich um die gleichen Vorgänge handelt (p. 432 ff., Fig. 34, 35).

Es ist seither stillschweigend die Voraussetzung gemacht worden, dass die Karyomeriten und somit auch der Nucleolus des Eies, aus dem sie entstehen, aus Chromatin bestünden und in die Bildung der Chromosomen aufgingen. Es könnte nun ja auch sein, dass diese aus Theilen der Höfe oder übersehen gebliebenen Resten des Kerngerüstes entständen und die Karyomeriten nichts Anderes seien als

Nucleoli, die, wie in anderen Fällen, mit der Spindelbildung gar nichts zu thun haben, sondern dabei allmählich im Plasma aufgelöst werden (z. B. *Myzostoma* [49]). Die mangelhaften Bilder, die ich für die Umbildung zu Chromosomen geben kann, rücken diesen Verdacht gewiss nahe[1]. Höchst unwahrscheinlich macht diese Deutung aber schon die Thatsache, dass wir in den Stadien, auf welchen Chromosomen in der Zelle vorhanden sind, niemals eine Spur der Karyomeriten finden. (Willkürliche Deutungen sind ausgeschlossen, da ja im Zellplasma keinerlei färbbare Körner vorkommen.) Der strikte Beweis für die Richtigkeit obiger Deutung wird aber erst später erbracht werden, wenn wir Schritt für Schritt umgekehrt die Entstehung der Karyomeriten aus den Chromosomen verfolgen werden, sowohl bei der Bildung des weiblichen Vorkerns, als auch bei den Theilungen in den Furchungszellen. Wir werden dann auch die Bedeutung der »Höfe« zu diskutiren haben, die bisher nur einfach beschrieben wurden.

b. Die Bildung der Richtungskörperchen.

Mit der Ausbildung der Richtungsspindel beginnt das Ei seine kugelige Form zu verändern und in eine ellipsoidische überzugehen. Schon ZELLER sah dies und giebt an, dass es mit dem Verschwinden des Kernes eintritt. Fig. 11 lässt diese Form gut erkennen und zeigt auch, dass die Längsachse der Ellipse immer senkrecht zur Spindelachse steht.

Die Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel enthält acht Chromosomen. Diese scheinen hier niemals schleifenförmig zu sein, wie in der zweiten Richtungsspindel und den Furchungszellen, sondern bilden kurze gedrungene Stäbchen (Fig. 11, 12, 12*a*). In günstigen Bildern erscheinen sie perlschnurartig aus Chromatiden zusammengesetzt. Fig. 12 zeigt einen Schnitt senkrecht zur Spindelachse, in dem alle 8 Chromosomen der Äquatorialplatte liegen, die auch diesen Bau erkennen lassen. Das Chromosom scheint meist aus vier oder fünf solcher Chromatinkügelchen zusammengesetzt zu sein, was auch Fig. 12*a* zeigt, die die Chromosomen beim Eintritt in das Richtungskörperchen darstellt.

---

[1] Ich muss gestehen, dass ich im Anfang der Untersuchung öfters auch glaubte, dass die Karyomeriten sogar nichts als gefressene Kerne der Dotterzellen seien, zumal man diese oft dem Ei sehr nahe anliegend findet. Hieran ist jedoch nicht zu denken, da die Kerne der Dotterzellen sonst sehr bald aufgezehrt sein müssten, während sie noch in späten Entwicklungsstadien vollzählig vorhanden sind. Auch lässt die regelmäßige Anordnung, die die Karyomeriten in manchen Stadien zeigen (s. u.), dies ausschließen.

Die Richtungsspindel selbst zeichnet sich durch ihre außerordentliche Größe aus und durchzieht das Ei in der ganzen Länge der kleineren Ellipsenachse (Figg. 11, 14). Ich besitze kein Präparat, das sie gut im Stadium der Äquatorialplatte darstellt, dagegen ist ihr Aufbau sehr schön aus Fig. 14, dem Diasterstadium, zu erkennen. Wir sehen eine deutlich abgegrenzte, langgestreckte Centralspindel — mit welchem Terminus übrigens nichts über ihre Entstehung ausgesagt sein soll —, welche das Ei vom einen Pole zum anderen durchzieht. An ihren Enden liegen die Chromosomen im Stadium der Tochterplatten, lassen hier aber nichts Genaues über Zahl und Bau erkennen. Dagegen sieht man sehr gut, besonders an dem Eipole, wie sich die Chromosomen in bekannter Weise dem Verlauf der Spindelfasern einordnen. Dass diese Ausbildung einer das ganze Ei durchsetzenden Richtungsspindel nicht zur Bildung eines riesigen Richtungskörpers führt, wie es z. B. von FRANCOTTE für Polycladen (21) und von FÜRST für *Ascaris* (22) beschrieben wird, erscheint für die Auffassung der Mechanik der inäqualen Zelltheilung von Wichtigkeit. Davon später mehr.

Nur an dem einen Pol der Spindel vermochte ich ein Centrosom nachzuweisen, am Eipol. Am oder im Richtungskörperchen konnte ich auf keinem der beobachteten Stadien etwas Derartiges auffinden. Ich möchte aber nicht behaupten, dass es dort überhaupt fehlt, vielmehr annehmen, dass es mit den angewandten Methoden wegen seiner Kleinheit nicht sichtbar wurde. Die Berechtigung zu dieser Annahme folgere ich aus der später eingehend zu erörternden Thatsache, dass in Furchungszellen, die sich in ungleich große Blastomeren theilen, die Centrosomen der betreffenden Spindel sich in Bezug auf ihre Größe verhalten wie die Größe der beiden Tochterzellen. Das am Eipol liegende Centrosom ist verhältnismäßig klein, wenn wir es mit den riesigen entsprechenden Gebilden der Furchungszellen vergleichen (s. z. B. Fig. 23) und dokumentirt so seinen rudimentären Charakter. Von seinem Bau lässt sich hier nicht viel erkennen; es erscheint als blasses, scharf kontourirtes Kügelchen ohne weiter erkennbare Struktur. Über diese soll später auf Grund der Verhältnisse an Furchungszellen noch Einiges mitgetheilt werden. Ich möchte hier nur noch bemerken, dass ich mich in der Nomenclatur der fraglichen Gebilde und der Fassung des Begriffes Centrosoma ganz an BOVERI (6) anschließe.

Das Centrosom ist, wie es gewöhnlich der Fall, umgeben von einem hellen Hof, der Rindenschicht der Attraktionssphäre (VAN

Beneden). Von der eigentlichen durch stärkere Färbung hervortretenden »archoplasmatischen« Sphäre, wie sie später für die Furchungszellen beschrieben werden soll, ist hier nichts zu sehen. Von dem hellen Hof gehen die Strahlensysteme aus, die das Ei bis zur Peripherie durchsetzen. Die Strahlen lassen einen leicht gebogenen Verlauf erkennen, der besonders in der Nähe der Spindel deutlich ist. Mit den Strahlen des anderen Poles, die aus dem Richtungskörperchen kommen, bilden sie die bekannten Überkreuzungen, die allerdings nicht allzudeutlich hervortreten. Über die feinere Struktur der Strahlenfigur soll später noch Einiges bemerkt werden; es sei nur bereits hier betont, dass bei Anwendung geeigneter Vergrößerungen in allen meinen Präparaten die Strahlungen nur als der Ausdruck einer besonderen Anordnung des feinwabigen Plasmas erscheinen.

Das abzutheilende Richtungskörperchen wird zu einem dünnen Stiel ausgezogen, dessen Länge ungefähr $^1/_3$ des kleineren Eidurchmessers beträgt (Fig. 11). Es kommt dadurch, im Verein mit der elliptischen Form des Eies, auf dessen größerer Achse das Richtungskörperchen ja senkrecht steht, ein charakteristisches Bild zu Stande, das an einen Flaschenkürbis erinnert. Der abgetrennte Richtungskörper geht sehr rasch zu Grunde, sei es, dass er von den Dotterzellen resorbirt wird, sei es, dass er zerfällt und dann von den Elementen des Dotters nicht mehr zu unterscheiden ist. Unter vielen Hunderten von Eiern, die zur Untersuchung kamen, konnte ich in etwa vier Fällen den abgestoßenen Richtungskörper finden. In einem handelte es sich um ein Furchungsstadium von sechs Zellen, ein anderer ist das in Fig. 15 abgebildete Ei im Stadium der zweiten Richtungsspindel. Diese unangenehme Eigenschaft der Richtungskörper erschwert die Festlegung mancher Stadien sehr, und sie ist es auch hauptsächlich, die mich zwingt, in meiner Darstellung jetzt einen Sprung zu machen zur ausgebildeten zweiten Richtungsspindel.

In deren Äquatorialplatte treten acht Chromosomen ein, die sich aber von denen der ersten Richtungsspindel sofort durch ihre Form unterscheiden lassen. Sie bilden nicht mehr kurze Stäbchen, sondern lange U-förmig gebogene Schleifen. Wie diese aus den ersteren hervorgegangen sind, vermag ich nicht anzugeben. Ihre Form ersieht man aus Fig. 15, die sie beim Auseinanderrücken zu den Tochterplatten zeigt. Centrosomen habe ich bei der zweiten Richtungstheilung nie gesehen, möchte aber nicht mit Sicherheit behaupten, dass sie gänzlich fehlen. Auch von der achromatischen Figur zeigen meine Präparate dieses Stadiums nur wenig. Man erkennt nur eine

schwache Strahlung, welche die beiden Spindelpole kennzeichnet. Die Spindel selbst ist nicht entfernt so lang wie die der ersten Richtungstheilung, indem ihr proximaler Pol fast in der Mitte des Eies liegt.

Die Vorwölbung des Eiplasmas, welche zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt, zeichnet sich durch ihre breite, plumpe Gestalt aus, wie Fig. 15 zeigt. Ob das Richtungskörperchen selbst dem entsprechend größer ist, vermag ich nicht anzugeben, da ich es aus den obenbezeichneten Gründen in ausgebildetem Zustand nicht zu Gesicht bekam.

II. Die Bildung des Eikernes.

Nach der Abtrennung der Richtungskörperchen liegen die vier dem Ei verbleibenden Chromosomen nicht weit von dessen Oberfläche entfernt und bilden sich hier zum Eikern um. Die erste Veränderung der Chromosomen konnte ich auf diesem Stadium nicht verfolgen, verweise aber dafür auf das p. 427 ff. über den entsprechenden Vorgang in den Furchungszellen Gesagte, da sich dieser hier sicher in genau der gleichen Weise abspielt. Danach würde sich das Chromatin der Chromosomen zu einer Anzahl kleiner Kügelchen zusammenziehen, die dann durch zarte blassgefärbte Stränge mit einander in Verbindung stehen (s. Fig. 30). Wie sich dies dann auf einer wenig späteren Stufe im Eikern darstellt, zeigt Fig. 16. Die blassgefärbten Züge — sie sind immerhin stärker gefärbt als das Eiplasma — sind ungefähr parallel angeordnet und lassen so noch die Lage der Chromosomen in den Tochterplatten erkennen. Sie stellen die Grundsubstanz der Chromosomen dar und sollen als Plastinzüge bezeichnet werden, wofür die Begründung später gebracht werden wird. Sie verlaufen aber nicht mehr getrennt, sondern zeigen hier und da Verbindungen mit einander, sind zusammengeflossen und erscheinen auch breiter als es die Chromosomen waren. Ob ihnen eine feinere Struktur zukommt oder ob sie homogen sind, lässt sich bei ihrer Zartheit nicht unterscheiden. In die Plastinzüge eingelagert sieht man eine Anzahl feiner Kügelchen, die sich intensiv mit Chromatinfarbstoffen färben. Sie scheinen öfters zu je zweien durch einen Plastinstrang mit einander verbunden zu sein (Fig. 16). Ihre Zahl ist auf ungefähr 16 festzulegen.

Ein etwas älteres Stadium des Eikerns zeigt uns dann Fig. 17. Wir erkennen daran, dass die Plastinzüge nicht mehr parallel verlaufen, sondern allseitig mit einander verschmolzen sind und so ein

komplicirtes Gerüst darstellen. Die einzelnen Plastinzüge erscheinen breiter als vorher und bilden sogar hier und da solche unregelmäßige, lappige Stränge, wie sie die Karyomeriten vor der Bildung der ersten Richtungsspindel umgeben. Auch die chromatischen Kügelchen haben an Größe zugenommen und liegen oft in den Knotenpunkten, die die Balken des Plastingerüstes bilden. Diese Kügelchen sind aber nichts Anderes als die oben beschriebenen Karyomeriten, wie die Weiterentwicklung lehrt, die sich hauptsächlich an sie knüpft.

Dies zeigt uns bereits ein etwas älteres Stadium, wie es in Fig. 18 abgebildet ist. Die Karyomeriten haben an Umfang außerordentlich zugenommen; sie zeigen dabei nicht alle die gleiche Größe, die in einem ziemlichen Spielraume schwankt. Sie liegen zu einem lockeren Haufen gruppirt, in dem sich regelmäßig ungefähr 16 Kugeln zählen lassen. Diese lassen keinerlei feinere Struktur erkennen, erscheinen homogen. Von den Plastinzügen ist auf diesem Stadium gar nichts mehr zu sehen. Dagegen ist jeder Karyomerit von einem hellen Hofe umgeben, der sich mit nicht sehr scharfer Begrenzung von dem Protoplasma des Eies abhebt. Ob diese Höfe aus einer gleichmäßigen, blassen Flüssigkeit bestehen, oder ob ihnen auch eine feinere Struktur zukommt, vermag ich nicht zu entscheiden. Die zu den einzelnen Karyomeriten gehörigen Höfe sind von einander nicht völlig isolirt, sondern stehen durch Brücken mit einander in Verbindung, wodurch das ganze Gebilde einen traubigen Charakter erhält, der uns das Recht giebt von einem Eikern zu reden, obwohl nicht viel Ähnlichkeit mit dem vorhanden ist, was wir gewöhnlich als Kern bezeichnen.

Wo sind nun aber die Plastinzüge hingekommen und wie ist das plötzliche Auftreten der hellen Höfe zu verstehen? Ich glaube annehmen zu müssen, dass die Karyomeriten bei ihrem beträchtlichen Wachsthum das Plastin in sich aufgenommen und dadurch den Charakter gemischter Nucleolen erlangt haben. Wir hätten es dann im Principe mit den gleichen Vorgängen zu thun, wie sie R. Hertwig (30) für *Actinosphaerium* beschreibt. Wir werden darauf noch zurückkommen. Weiterhin darf vielleicht angenommen werden, dass die Karyomeriten bei ihrem Wachsthum dem umgebenden Plasma Stoffe entziehen, die sie zu ihrem Aufbau verwenden. Durch eine derartige Annahme ließe sich eine Vorstellung von dem Zustandekommen der hellen Höfe gewinnen, eine Vorstellung, deren problematische Natur ja nicht weiter betont zu werden braucht. Die Zahlenverhältnisse der Karyomeriten sollen erst später im Zusammen-

hang mit den entsprechenden Vorgängen im Samenkern besprochen werden.

Fig. 19 zeigt uns ein wieder etwas weiter entwickeltes Stadium. Die Veränderungen gegen das vorhergehende sind nur quantitativer Natur; die Karyomeriten haben nunmehr eine recht ansehnliche Größe erlangt und erscheinen etwas lockerer gruppirt, so dass sie mit ihren breiten Höfen einen beträchtlichen Theil des Eies einnehmen. In noch höherem Maße ist dies der Fall in einem noch etwas älteren Ei, wie es Fig. 20 wiedergiebt. Die Karyomeriten sind über einen großen Theil des Eies zerstreut, stehen aber immer noch durch ihre Höfe mit einander in Verbindung. Die größeren von ihnen erscheinen nicht mehr homogen, sondern sind von kleinen stärker lichtbrechenden Tröpfchen durchsetzt, wie es in gleicher Weise oben für die Karyomeriten vor der Bildung der Richtungskörper angegeben wurde. Sie füllen zusammen mit den entsprechenden Bildungen des Samenkerns das Ei vollständig aus (s. p. 414) und verleihen diesem ein außerordentlich merkwürdiges und charakteristisches Aussehen, das ohne die Kenntnis seines Zustandekommens gänzlich unverständlich wäre.

III. Die Bildung des Samenkerns.

In der bisherigen Darstellung wurden die männlichen Elemente der Übersichtlichkeit halber gar nicht berücksichtigt, obwohl die Vorgänge der Eireifung erst nach Eintritt des Spermatozoons in das Ei beginnen. Jetzt sollen die Veränderungen, die die männliche Keimzelle im Ei bis zur Bildung des Samenkerns erleidet im Zusammenhang dargestellt werden, wobei stets zu berücksichtigen ist, dass diese Vorgänge parallel mit den bisher beschriebenen verlaufen.

Zeller stellte bereits fest, dass in dem frisch abgelegten Ei der Eizelle zahlreiche Samenfäden ankleben. Von diesen dringt also sofort nach der Ablage in das Wasser einer in das Ei ein. Das Spermatozoon zeichnet sich durch einen sehr langen Schwanz aus und besitzt einen ziemlich dicken, birnförmigen Kopf. Ob ein Mittelstück vorhanden ist, weiß ich nicht, da ich keine besonderen Präparate angefertigt habe. Den eben eingedrungenen Spermatozoonkopf sehen wir in Fig. 4 nahe unter der Oberfläche des Eies liegen, dessen Kern die ersten Veränderungen vor Bildung der ersten Richtungsspindel eingegangen ist. Der Samenkopf ist nicht homogen, sondern äußerst fein vacuolisirt. Hinten hängt ihm ein zartes Fädchen an, wohl der Rest des Schwanzes.

Während der weiteren Entwicklung verhält sich der Spermakopf zunächst wie in den meisten anderen Fällen, indem er zu einem bläschenartigen Gebilde heranwächst. In Fig. 8 sehen wir ihn in Form eines blass gefärbten, spindelförmigen Bläschens im Ei liegen. In seinem Inneren erkennt man einen intensiv gefärbten, chromatischen Körper. Zur Zeit der ersten Richtungsspindel liegt er immer noch nahe der Eiperipherie und ist stärker herangewachsen (Fig. 11). Die plasmatische Masse, die seine Grundsubstanz bildet, ist noch zu zart, um eine etwaige feine Struktur erkennen zu lassen. Der einheitliche chromatische Körper, den wir vorher im Innern fanden, ist in zahlreiche stark färbbare, kleine Kügelchen zerfallen. Von einer Bildung, die als Mittelstück des Samenfadens oder als Spermacentrosom aufzufassen wäre, konnte ich weder vorher noch auf diesem Stadium etwas feststellen. Eben so wenig ist jetzt, wie auch im ganzen Verlauf der Weiterentwicklung, etwas von einer Samenstrahlung zu sehen. Wenn auch in manchen meiner Präparate die achromatischen Strukturen recht undeutlich waren, so glaube ich doch nicht, dass eine Spermastrahlung vorhanden ist, da sonst eine Andeutung davon doch wohl hätte beobachtet werden müssen.

Zur Zeit der zweiten Richtungsspindel hat der Spermakern ein eigenartiges Aussehen. Man erkennt eine Anzahl blasser Züge, die leicht gebogen und annähernd pararallel neben einander verlaufen. In diese Züge sind zahlreiche feine, gefärbte Körnchen eingelagert, jedenfalls die gleichen chromatischen Körnchen, die wir im vorigen Stadium sahen. Diese Strukturen zeigen uns Fig. 15 und noch besser die stärker vergrößerte Fig. 7. Sehr auffallend ist die Ähnlichkeit, die dieses Bild mit den Stadien der Chromosomenrückbildung hat, die oben geschildert wurden und später bei Besprechung der Theilung der Furchungszellen noch genauer dargestellt werden sollen. Ich stehe daher auch hier nicht im geringsten an, die blassen Züge als Plastin anzusprechen, dem das Chromatin in Gestalt feinster Körnchen eingelagert ist.

Die weiteren Umwandlungen, die der Spermakern nunmehr nach Abtrennung der beiden Richtungskörperchen erleidet, stimmen in sehr merkwürdiger Weise mit den gleichzeitgen Wandlungen des Eikerns überein. Fig. 16 zeigt uns, dass die vorher dicht zusammenliegenden Plastinzüge nun weiter aus einander gerückt sind. In sie sind nicht mehr zahlreiche Chromatinkörnchen eingelagert, sondern genau neun (im Schnitt ist eines nicht getroffen), und von diesen sind acht je paarweise durch Plastinzüge mit einander verbunden.

Wir sehen also vollständige Übereinstimmung mit der Struktur des Eikerns im gleichen Ei. Das Gleiche gilt dann auch für das folgende Stadium, das Fig. 17 darstellt. Hier zeigt auch der Samenkern die Plastinzüge zu einem Gerüst verschmolzen, in dessen Knotenpunkten die chromatischen Kügelchen liegen, die ihr Volumen gleichfalls vergrößert haben. Es sind wiederum neun, die aber nicht mehr ganz gleichartig sind. Vielmehr zeichnet sich eines von ihnen und zwar das am meisten central liegende (Fig. 17 *ck*) durch seine Größe aus. Dieser »centrale Karyomerit des Samenkerns«, wie wir ihn zunächst mit einem nichts präjudicirenden Ausdruck bezeichnen wollen, ist jedenfalls der gleiche, der im vorigen Stadium der neunte unpaare Körper war, da die paarweise Zusammengehörigkeit der übrigen Karyomeriten des Samenkerns später wieder an den Tag tritt.

Bereits in dem folgenden Stadium, in dem der Eikern im Wesentlichen die gleiche Struktur zeigt wie in Fig. 17, abgesehen davon, dass seine Karyomeriten größer und seine Plastinzüge breiter geworden sind, zeigt sich deutlich die besondere Stellung, die der centrale Karyomerit des Samenkerns einnimmt (Fig. 1). Er ist jetzt nämlich so bedeutend größer geworden als die anderen acht Karyomeriten, dass er schon bei schwacher Vergrößerung ins Auge fällt. Auch ist jetzt seine centrale Lage deutlich ausgeprägt und schließlich unterscheidet er sich von den übrigen Karyomeriten auch dadurch, dass er von einem ovalen helleren Hofe umgeben ist. Die anderen acht Karyomeriten liegen auf der Peripherie einer Ellipse, deren Centrum annähernd der große Karyomerit einnimmt, und stehen noch durch sehr blasse Plastinzüge mit einander in Verbindung, welch letztere eben die Peripherie der Ellipse darstellen.

In der Folge verschwinden diese Plastinzüge nun eben so, wie es beim Eikern der Fall war, und die weiterhin angewachsenen Karyomeriten des Samenkerns sind in gleicher Weise von helleren Höfen umgeben, die mit einander in Verbindung stehen. Der centrale Karyomerit hat eine beträchtliche Größe erlangt und liegt inmitten der acht kleineren Kugeln [1], die noch auf der Oberfläche eines Ellipsoids angeordnet sind. (In der Zeichnung ist dies nicht so deutlich, weil die in verschiedenen Ebenen des Schnittes liegenden Kugeln auf eine Ebene projicirt sind. Deutlich erscheint es bei Betrach-

---

[1] Die Figur zeigt noch ein neuntes, viel kleineres Körnchen, das aber nach allem Sonstigen nicht zu dem Samenkern gehört, vielleicht beim Schneiden aus dem Dotter mitgerissen wurde.

tung des Präparates mit schwacher Vergrößerung.) Eine paarweise Anordnung der kleinen Karyomeriten ist wieder zu erkennen.

Wohl den allermerkwürdigsten Anblick bietet der Samenkern in einem noch etwas älteren Ei (s. Fig. 19). Der centrale Karyomerit hat eine sehr beträchtliche Größe erlangt und liegt inmitten der ebenfalls stark angewachsenen acht kleineren Karyomeriten. Letztere sind um ihn genau auf der Oberfläche einer Halbkugel angeordnet. Sechs von ihnen liegen nahezu in einer Ebene und bilden dadurch einen Halbkreis, dessen Centrum der große centrale Karyomerit einnimmt. Einer liegt im Schnitt ganz hoch (*h*) und scheint dadurch in der Projektion dem Centrum näher zu liegen, während ein anderer ganz tief liegender (*t*) nur angeschnitten ist. Dies Bild ist jedenfalls desshalb merkwürdig, weil es den Gedanken einer centrirenden Wirkung des centralen Karyomeriten besonders nahe legt.

Schon mehrmals wurde die paarweise Anordnung der Karyomeriten des Samenkerns erwähnt. Nirgends aber zeigt diese sich so ausgesprochen als in dem nun folgenden Entwicklungsstadium, das sich in seiner typischen Ausprägung öfters in meinen Präparaten findet und in Fig 26 dargestellt ist. Die acht Karyomeriten des Samenkerns haben sich paarweise gruppirt und bilden vier getrennte Zweiergruppen. Jedes Paar ist in einen gemeinsamen hellen Hof eingeschlossen, die einzelnen Höfe sind aber in verschiedenen Schnitthöhen durch Brücken mit einander verbunden. Der große centrale Karyomerit nimmt wieder die Mitte ein und man hat den Eindruck, als ob die Karyomeritenpaare im Begriff seien radial von ihm weg zu wandern. Dies scheint auch thatsächlich der Fall zu sein und zwar unter gleichzeitigem Auseinanderrücken der beiden jeweils zusammmengehörenden Karyomeriten. Fig. 20 lässt dies erkennen, sie zeigt den Samenkern in einem Schnitt, der annähernd senkrecht zu den vorher abgebildeten geführt wurde. Der centrale Karyomerit liegt daher im Schnitte ganz tief und über ihm die anderen Karyomeriten, die ihre paarweise Anordnung noch zeigen, aber weiter aus einander gerückt sind. (Der fehlende achte Karyomerit liegt im vorhergehenden Schnitt.) In diesem Präparat zeigen denn auch die chromatischen Kugeln die oben beim Eikern erwähnte feine Vacuolisirung mit stark lichtbrechenden Tröpfchen.

Über die nun folgenden Vorgänge, die zur Bildung der ersten Furchungsspindel führen, vermag ich leider nicht viel mitzutheilen. Die Karyomeriten der beiden Gruppen rücken aus einander, so dass

das ganze Ei von ihnen erfüllt wird. Ich habe aber nur ein einziges Mal ein Ei gesehen, bei dem die beiden Gruppen nicht mehr von einander zu unterscheiden waren. Es erscheint mir desshalb eine Verschmelzung von Ei und Samenkern vor der Spindelbildung nicht wahrscheinlich. Auch ZELLER, der diese Vorgänge recht genau beobachtete, wenn auch, ohne sie zu verstehen, konnte dies nicht feststellen. Es ist ferner auch nicht unmöglich, dass in späten Stadien die Karyomeriten durch Theilung ihre Zahl vermehren. Wenigstens lässt das in Fig. 32 wiedergegebene Bild eine solche Deutung zu. Die beiden durch eine feinfaserige blasse Zone verbundenen Karyomeriten (x) erinnern lebhaft an Theilungszustände mancher Protozoen- und Pflanzenkerne.

Ich beobachtete aber auch Eier, bei denen die Zahl der Karyomeriten in beiden Gruppen erheblich vermindert war. In diesem Falle lagen sie in breiten, unregelmäßigen, hellen Höfen, die von einem regelmäßigen, schwach gefärbten Wabenwerk (Kerngerüst) ausgefüllt waren, wie es in gleicher Weise unten für den dem Ruhezustand nahen Kern der Furchungszellen beschrieben werden wird. Vielleicht erreichen also derart Ei- und Samenkern ohne Verschmelzung oder enge Aneinanderlagerung ein Ruhestadium, um dann ein jeder von seiner Seite die Chromosomen zur ersten Furchungsspindel zu bilden.

Wie die letzteren aus den Karyomeriten entstehen, konnte ich nicht beobachten. Der Vorgang wird aber wohl der gleiche sein, wie er später für die Furchungszellen beschrieben werden wird.

So weit die Thatsachen. Was sind nun die Karyomeriten, was bedeutet ihre paarweise Anordnung und was ist der centrale Karyomerit des Samenkerns? Die erste Frage soll erst später beantwortet werden, wenn wir die Bedeutung der Karyomeriten im Zusammenhang besprechen werden. So viel lässt sich aber aus den beschriebenen Thatsachen schon ohne Weiteres entnehmen, dass sie im engsten Zusammenhang mit den Chromosomen stehen. Und in diesem Sinne ist auch ihre paarweise Zusammengehörigkeit zu verstehen. Da die normale Chromosomenzahl des *Polystomum* acht beträgt, so muss der Spermakern vier enthalten. Und nichts ist daher naheliegender als anzunehmen, dass die vier Karyomeritenpaare je einem Chromosom entsprechen. Es würden dann also zwei Karyomeriten zusammen ein Chromosom bilden, eine Zusammengehörigkeit, die auch in ihrer ursprünglichen Verbindung durch einen Plastinzug ausgesprochen erscheint. Ich möchte ferner an die Angabe von WHEELER (49) erinnern, der findet, dass die Chromosomen

im Samenkern von *Myzostoma* zuerst aus je zwei Körnern bestehen. Diese sollen dann verschieden groß werden, das kleinere zerfalle und werde zu einem Chromosom, das andere werde zu einem Nucleolus. Leider habe ich die Umbildung der Karyomeriten zu Chromosomen nicht beobachten können, so dass ich darüber nichts sagen kann. Da aber echte Nucleolen bei Polystomum überhaupt nicht vorkommen, so werden wohl die beiden Karyomeriten in die Bildung eines Chromosoms eingehen, wofür ja auch umgekehrt ihre Entstehung aus den Chromosomen spricht. Für diese Annahme lässt sich auch van der Stricht's (46) Angabe verwerthen, dass bei *Thysanozoon* die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sich in Bläschen umwandeln, die zwei chromatische Körner enthalten, die sich wohl mit den Karyomeriten in unserem Falle vergleichen lassen.

Wesentlich schwieriger gestaltet sich die Deutung des centralen Karyomerites des Samenkerns, da auch dessen weiteres Schicksal nicht verfolgt werden konnte. Dass er wirklich etwas von den anderen Karyomeriten Verschiedenes darstellt, geht, glaube ich, aus seinem bisher beschriebenen Verhalten zur Genüge hervor. Seine unpaare Beschaffenheit, seine außerordentliche Größe, seine centrale Lage lassen darüber keinen Zweifel.

Zunächst könnte man annehmen, dass ihm für den eigentlichen Theilungsvorgang gar keine weitere Bedeutung zukäme. Er würde dann eine Bildung darstellen, welche dem echten Nucleolus vieler Eier entspräche, die also bei der Theilung ohne sichtbare Funktion zu Grunde gehe. Das schönste Beispiel bietet ja hierfür bekanntlich der Nucleolus im unreifen Ei von *Myzostoma*. Meines Wissens wurde aber ein ähnliches Gebilde im Samenkern noch nicht beschrieben. Ich habe auch niemals in der ersten Furchungsspindel Reste eines solchen Körpers gefunden, so dass ich diese Deutung wohl völlig ausschließen kann.

Dagegen scheint mir eine andere Auffassung viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, wenn sie auch beim ersten Anblick vielleicht etwas abenteuerlich erscheint. Ich vermuthe nämlich, dass der centrale Karyomerit das Centrosom des Samenkerns darstellt, aus dem die Centrosomen der ersten Furchungsspindel hervorgehen. Beweisen kann ich dies zwar nicht, da mir, wie gesagt, die entscheidenden Stadien fehlen; dagegen lassen sich eine Reihe von Gründen anführen, die diese Deutung doch recht annehmbar machen. Wir sahen, dass das Centrosom der ersten Richtungsspindel einen recht rudimentären Charakter hat, während an der zweiten Richtungsspindel mit

Sicherheit überhaupt keine nachzuweisen waren. Dadurch wird es wahrscheinlich, dass hier eben so wie bei den meisten darauf untersuchten Thieren das Furchungscentrosom vom Spermatozoon abstammt. Nun ist es mir niemals gelungen, in der Nähe des Spermakerns irgend etwas zu finden, was einem Centrosom vergleichbar wäre, obwohl diese sonst, z. B. in den Furchungszellen, sehr scharf hervortreten. Ferner war niemals eine Strahlung um den Samenkern zu sehen, woraus man wohl schließen kann, dass das Spermacentrosom sich hier anders verhält, als dies gewöhnlich der Fall ist. Es liegt also nahe, den centralen Karyomeriten in irgend eine Beziehung zum Centrosom zu setzen. Wie wir sahen, wächst derselbe von einer geringen Größe ausgehend, zu beträchtlichem Volumen heran, und bekanntlich wachsen ja auch die Centrosomen bis zu ihrer Theilung heran. Die Größe des centralen Karyomeriten, durch die er sich von den übrigen unterscheidet, stimmt sehr gut mit dem bedeutenden Volumen der Furchungscentrosomen (s. u.) überein. Schließlich spricht auch die merkwürdige centrirende Wirkung des centralen Karyomeriten, die wir oben kennen lernten, wesentlich dafür, in ihm das Centrosom des Samenkerns zu erblicken.

Gegen diese Auffassung könnte man einmal einwenden, dass es doch merkwürdig wäre, wenn das Centrosom noch in einem so weit vorgerückten Entwicklungsstadium hinter dem Samenkern läge oder richtiger im hinteren Theile des Samenkerns. Da aber — die Richtigkeit unserer Annahme vorausgesetzt — das Centrosom sich hier auch erst sehr spät theilt, so ist seine Lage, bevor es beginnt aktiv zu werden, unwesentlich. Und dass es auf den beschriebenen Stadien noch nicht aktiv ist, beweist der Mangel einer Strahlung, wie auch sein färberisches Verhalten. Und aus letzterem ließe sich ein weiterer Einwand gegen meine Auffassung entnehmen. In der That wäre es auffallend, wenn ein Centrosom von solcher Größe sich mit den gewöhnlichen Kernfarbstoffen genau wie Chromatin färbt. Dass dies aber kein wesentlicher Einwand ist, möge ein Hinweis auf die Untersuchungen R. Hertwig's an *Actinosphaerium* (30) zeigen. Hertwig fand, dass hier das Centrosom sich mit Boraxkarmin färbt, als ob es aus chromatischer Masse bestände, meint aber, dass diese überraschende Thatsache an Merkwürdigkeit verliert, wenn man bedenkt, dass es der chromatinhaltige Theil des Kernnetzes ist, welcher bei *Actinosphaerium* das Centrosom liefert. Er weist ferner darauf hin, dass von Hermann (27) ganz ähnliche Dinge bei der Spermatogenese beschrieben wurden (der chromatoide Nebenkörper), und

kommt zu dem Schluss, dass man die Centrosomen in gewissem Sinne Kerne ohne Chromatin nennen kann. Die den Centrosomen bisweilen anhängenden Chromatinreste (Archoplasmaschleifen) betrachtet er daher als Reminiscenzen an die ehemalige Kernnatur des Centrosoma. Dem sei noch hinzuzufügen, dass auch FRANCOTTE (21) angiebt, dass in den Uteruseiern von Polycladen das Centrosom gerade so groß ist wie die Kernsegmente und bei Eisenhämatoxylinfärbung diesen zum Verwechseln ähnlich sieht. Nehmen wir HERTWIG's Auffassung an, so wird uns auch begreiflich, wieso keine Samenstrahlung zur Beobachtung kam, indem wir uns vorstellen, dass das Centrosom aufhört chromatisch zu sein, sobald es in den aktiven Zustand übergeht. Die oben geschilderten Veränderungen des centralen Karyomeriten oder Centrosoms stellten somit seine Wachsthumsperiode dar. Seine Aktivität würde dann jedenfalls erst mit seiner Theilung, die hier sehr spät erfolgte, beginnen.

Schließlich möchte ich noch eine andere Deutung der beschriebenen Thatsachen nicht unerwähnt lassen, die sich im Anschluss an Untersuchungen von EISEN (15) gewinnen ließe. Dieser Autor beschrieb in den Kernen der Spermatogonien von *Batrachoseps* eigenartige, große, stark gefärbte Körper, um die die Lininzüge mit den in besonderer Art angeordneten Chromatintheilen radiär angeordnet waren. Diese »Chromoplasten« sollen dann bei der Bildung der Chromosomen zerfallen und die Theilstücke in letztere eingehen. Eine gewisse Ähnlichkeit zwischen EISEN's Chromoplasten und dem centralen Karyomeriten ist unverkennbar, und später sollen für die Furchungszellen Bildungen beschrieben werden, die auch so gedeutet werden könnten. Wären es die gleichen Bildungen, so müssten sie jedenfalls sich auch im Eikern finden, was aber nicht der Fall ist. Ich neige also vor der Hand der Ansicht zu, dass der centrale Karyomerit mit dem Spermacentrosom zusammenhängt. Hoffentlich wird es einmal gelingen, durch Auffinden der vermittelnden Stadien die Frage zu entscheiden.

Es wurde oben darauf hingewiesen, in welch engen Beziehungen die Karyomeriten zu den Chromosomen stehen. Wie sind nun die merkwürdigen Zahlenverhältnisse dieser Gebilde im Ei- und Samenkern zu verstehen? Wir haben gesehen, dass dem Samenkern acht paarweise angeordnete Karyomeriten zukommen, was sich im Hinblick auf seine Chromosomenzahl vier leicht verstehen lässt. Ganz anders aber der Eikern. Seine Karyomeriten lassen keine paarweise Anordnung erkennen, und ihre Zahl ist eine viel höhere, im Allge-

meinen die doppelte. Da ihm aber nach der Ausstoßung der Richtungskörper auch vier Chromosomen zukommen sollen, so ist die Zusammengehörigkeit von je zwei Karyomeriten zu einem Chromosom hier nicht möglich. Andererseits haben wir gesehen, dass die Karyomeriten des Eikerns genau die gleiche Entwicklung genommen haben, wie die des Samenkerns, so dass ihre Homologie unzweifelhaft ist. Bestände nicht im Samenkern die Beziehung der Karyomeriten zur Chromosomenzahl, so wäre der quantitative Unterschied der beiden Kerne nicht so merkwürdig, da auch z. B. im Echinodermenei Samen- und Eikern sehr verschieden groß sind. Da aber die Karyomeriten des Eikerns, die denen des Samenkerns homolog sind, trotz ihrer größeren Anzahl auch nur vier Chromosomen äquivalent sein können, bleibt mir die Bedeutung dieser Dinge zunächst ganz unverständlich.

Wir kommen schließlich noch zu einem letzten Punkt in der Entstehungsgeschichte des Ei- und Samenkerns, der genügend interessant erscheint, um hier noch besprochen zu werden. Es betrifft dies den Parallelismus der Entwicklung zwischen Ei- und Samenkern. In den neueren Arbeiten über Befruchtung wird meist das Hauptgewicht auf die Reduktionsfrage und das Verhalten der achromatischen Substanzen gelegt, so dass wir wenig Einzelheiten über die Veränderungen von Ei- und Samenkern nach der Bildung der Richtungskörper erfahren. Die Darstellung läuft für den Samenkern gewöhnlich darauf hinaus, dass der Spermatozoenkopf anschwillt, bläschenförmig wird; sein Chromatin findet sich im Inneren des Samenkerns in Gestalt von Brocken, die einem maschigen Kerngerüst eingelagert sind. Aufgefasst wird dieser Vorgang als einfaches Wachsthum des Spermatozoenkopfes, der auf diese Weise seine Kernnatur darthut.

Die oben beschriebenen Vorgänge bei *Polystomum* scheinen mir aber doch weit komplicirter zu sein und eine andere Auffassung zu erfordern, als ein Anwachsen unter Umwandlung in Bläschenform. Wir haben gesehen, dass der Eikern nach der Ausstoßung der beiden Richtungskörper in eigenartiger Weise zum Ruhezustand zurückkehrt. Eingeleitet werden diese Anaphasen durch die Rückbildung der Chromosomen, indem das Chromatin sich zu einzelnen Kügelchen zusammenzieht, die den Plastinzügen eingelagert sind. Letztere treten zu einem Gerüst zusammen, das dann bei dem weiteren Wachsthum der chromatischen Theile verschwindet, wahrscheinlich in diese aufgenommen wird. Nun haben wir gesehen, dass sich im Samenkern

gleichzeitig genau die gleichen Vorgänge abspielen. Der Samenkern erleidet also im Ei Veränderungen, die nach den entsprechenden Vorgängen im Eikern — und wie wir später sehen werden, in den Furchungszellen — als typische Erscheinungen der Anaphase oder regressiven Metamorphose zu deuten sind. Den Beginn dieser Erscheinungen können wir zur Zeit der Bildung des zweiten Richtungskörperchens sehen (Fig. 15 und 7). Der Samenkern befindet sich hier in einem Zustande, der im Theilungsschema dem Spiremstadium entspräche, und nachdem die Chromosomen der zweiten Richtungsspindel begonnen haben, sich in typischer Weise zurückzubilden, zeigt auch der Samenkern genau die gleiche Struktur, die also auch hier als Chromosomenrückbildung zu deuten ist. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob zwischen diesen beiden Stadien des Samenkerns noch eines liegt, bei dem wirkliche Chromosomen auftreten oder nicht. Denn einerseits seine Struktur zur Zeit der zweiten Richtungsspindel, andererseits die typische Succession der Anaphasenstadien legen es, glaube ich, unzweifelhaft dar, dass das Spermatozoon in unserem Falle nach seinem Eintritt in das Ei begonnen hat, sich wie ein gewöhnlicher Kern selbständig zu theilen; diese Theilung wurde aber nicht ausgeführt, sondern auf der Höhe des Vorganges sistirt und auf dem für unser Objekt typischen Wege die Rückkehr zum Ruhezustand vollzogen. Eine andere Auffassung lassen die Thatsachen wohl nicht zu.

Aus der Litteratur sind mir eine Anzahl von Fällen bekannt, die darauf schließen lassen, dass auch bei anderen Objekten entsprechende Erscheinungen zu beobachten sind. K. Foot und E. C. Strobell (20) geben die Photographie eines Eies von *Allolobophora foetida*, die den Samenkern aus einer Anzahl kleiner Bläschen zusammengesetzt zeigt, die den durch Umwandlung der Chromosomen entstandenen Bläschen des Eikerns entsprechen. Ferner giebt Lillie (36) für *Unio* an, dass der Samenkern zu einer gewissen Zeit aus einer Anzahl Bläschen besteht, die der Zahl der Chromosomen entsprechen. Später bildet dies sich wieder zurück. Auch von Griffin (23) werden für *Thalassema* ähnliche Abbildungen gegeben und van der Stricht bildet einen in mehrere Brocken zerfallenen Spermakern von *Thysanozoon* ab. Den Verhältnissen bei *Polystomum* am ähnlichsten gestaltet sich der Vorgang bei *Prostheceraeus* nach v. Klinckowström (32), während bei *Physa* nach Kostanecky und Wierzejsky (33) wenigstens die Bläschenform des Spermakerns deutlich wird. Schließ-

lich gehören die von Herfort (26) bestätigten Angaben von Böhm (3) über die Spermatomeriten von *Petromyzon* hierher.

Für das Verständnis des Befruchtungsvorganges ist dies aber nicht ohne Bedeutung. Die bekannten Versuche von O. und R. Hertwig (29), Boveri (5) u. A. haben gezeigt, dass kernlose Eifragmente sich normal weiter entwickeln, wenn sie befruchtet werden, dass also dem Spermatozoon die Fähigkeit der selbständigen Theilung unabhängig vom Eikern zukommt. Boveri (4) nimmt danach an, dass das Spermatozoon an sich ein theilungfähiger Kern ist, der nur durch den Mangel an Protoplasma gehemmt ist. Für den Eikern sieht er dagegen die gleiche Hemmung in der rudimentären Beschaffenheit seines Centrosoms und schließt, dass bei dem Befruchtungsvorgang diese beiden Hemmungen sich gegenseitig beseitigen, ein Schluss, der durch die erwähnten Experimente über die »Karyokinese des Spermakerns« (Doflein [13]) fest gestützt erscheint. Und auf diese Auffassung weisen die oben beschriebenen Thatsachen in erhöhtem Maße hin, weil es sich hier um Vorgänge handelt, die durchaus normalerweise in der Entwicklung auftreten.

Wir nehmen also mit Boveri an, dass der Samenkern ein gewöhnlicher Kern ist, der der selbständigen Theilung fähig ist, sobald er von Protoplasma umgeben ist, das ihm die Entwicklung seines Theilungsapparates erlaubt. Bei dem normalen Befruchtungsvorgang ist mit dem Eintritt des Spermatozoon in das Ei diese Möglichkeit gegeben, und das Spermatozoon beginnt seine Theilung. Bei *Polystomum* war dies aus den Veränderungen der chromatischen Substanzen zu entnehmen, bei anderen Objekten würde ein genaues Verfolgen dieser Vorgänge vielleicht Entsprechendes zeigen. Jedenfalls lässt sich die nach Eintritt des Spermatozoons gewöhnlich erfolgende Theilung des Spermacentrosoms auch in diesem Sinne deuten, ohne teleologische Beziehung auf die Furchungstheilung. Wie wir gesehen haben, wird nun die Theilung des Spermakerns an einem bestimmten Punkte sistirt und wieder rückgängig gemacht. Dies kann aber nur die Folge einer Wirkung des Eikerns sein, da ja das Experiment gezeigt hat, dass der Spermakern seine Theilung ausführt, wenn der Eikern gelähmt oder entfernt ist. Es würde sich dann noch die Frage erheben, warum diese Wirkung des Eikerns erst eintritt, wenn der Theilungsvorgang im Samenkern schon begonnen hat. Der Grund hierfür wäre darin zu suchen, dass bis zu jenem Punkte der Eikern mit der Bildung der Richtungskörper beschäftigt war, woraus sich ergeben würde, dass bei Eiern, die erst

nach der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, derartige Vorgänge nicht auftreten können. Diese Fähigkeit des Eikerns, die Theilung des Samenkerns zu verhindern, ist jedenfalls in ihrer Wirksamkeit von der Entfernung der beiden Kerne abhängig, wie die Erfahrungen bei der physiologischen Polyspermie lehren (s. RÜCKERT [41]). Sie bildet zusammen mit den Eigenschaften des Spermacentrosoms wohl die wichtigsten Faktoren, die die Befruchtung ermöglichen.

Litteratur. Wie schon öfters erwähnt, enthalten die grundlegenden Untersuchungen von ZELLER (54) die einzigen Angaben über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei des *Polystomum*. Die ersten Veränderungen, die er im abgelegten Ei sah, betreffen den Dotter. Ein Theil desselben verdichtet sich zu einer kugeligen Masse, die die Wand des Keimbläschens nach einwärts drängt, so dass dasselbe im Schnitt halbmondförmig erscheint, während gleichzeitig aus dem Keimfleck ein oder mehrere wasserhelle Tröpfchen austreten. Keimbläschen und Keimfleck werden undeutlich und verschwinden, an ihrer Stelle eine homogene, lichte Masse zurücklassend, die sich zu vertheilen scheint, so dass das Aussehen der Eizelle ein gleichmäßiges körniges wird, mit einiger Andeutung einer Strahlenbildung. »Die Gestalt der ursprünglich kugeligen Zelle ist um diese Zeit eine in auffallender Weise niedergedrückte geworden.« Nun tritt im Mittelpunkt der Eizelle ein kugelrundes Körperchen auf, das kleiner und stärker kontourirt ist als der ehemalige Keimfleck. Es soll aus der Verschmelzung zweier kleinerer Körperchen entstehen, welche in beträchtlicher Entfernung von einander entstehen, sich entgegenkommen und vereinigen. Nach Kurzem ist dies Körperchen aber nicht mehr zu erkennen und statt seiner treten nahe der Peripherie und durch die Länge eines größten Durchmessers von einander getrennt zwei kleine Häufchen von bläschenförmigen Kernen mit Kernkörperchen auf. Anfangs sehr klein und undeutlich wachsen sie rasch und scheinen hell durch die körnige Dottermasse hindurch. »Sie vermehren sich und bilden schließlich zwei ganz ansehnliche Häufchen, welche wohl einander nahekommen, sich aber nicht vereinigen.« Bevor die Theilung der Eizelle beginnt, löst sich dann die ganze Menge der gebildeten Kerne wieder auf. Die meisten dieser Angaben ZELLER's lassen sich ohne Weiteres mit der oben gegebenen Darstellung in Beziehung setzen, so die Einbuchtung des Kerns durch die entstehende Attraktionssphäre (Fig. 3), Austreten von Tröpfchen aus dem Nucleolus (Fig. 13), Abflachung des Eies, während der Kern verschwunden ist, das ist zur Zeit der ersten Richtungsspindel (Fig. 11), schließlich die Entstehung und Ausbildung der Ei- und Samenkaryomeriten. Was allerdings das Auftreten der beiden starkkontourirten Kugeln und ihre Vereinigung darstellen soll, vermag ich nicht zu sagen. Sollte vielleicht ZELLER das dem Ei aufliegende Richtungskörperchen für im Ei liegend angesehen haben? Jedenfalls hat ZELLER in Anbetracht der außerordentlichen Schwierigkeit des Objekts und der mangelhaften Hilfsmittel jener Zeit ungewöhnlich scharf beobachtet.

Oben wurde bereits darauf hingewiesen, dass auch bei den digenetischen Trematoden die Einzelheiten des Befruchtungsvorganges noch in Dunkel gehüllt sind. Die einzigen diesbezüglichen Angaben stammen von v. LINSTOW (37) für *Distomum cylindraceum*. Dicht neben der Keimzelle soll ein gefärbter Kern liegen, das veränderte Samenfädchen. Später erscheinen dann der Kern der

Keimzelle und des Samenkörperchens gleich groß. Sowohl diese dürftigen Angaben als auch die Abbildungen lassen es aber unwahrscheinlich erscheinen, dass es sich hier wirklich um die Beobachtung eines Befruchtungsvorganges handelt.

B. Die Theilung der Furchungszellen.

I. Die erste Furchungsspindel und die mitotische Figur der Furchungszellen.

In dem nunmehr folgenden zweiten Abschnitt dieser Arbeit soll zur Ergänzung der obigen Beschreibung Einiges über die Zelltheilung in den Furchungszellen mitgetheilt werden. Ich möchte dabei aus Zweckmäßigkeitsgründen nicht den gewöhnlichen und natürlichen Gang der Darstellung — vom Ruhezustand zum Ruhezustand — einschlagen, sondern von der ersten Furchungsspindel ausgehend zuerst die Erscheinungen auf der Höhe des Theilungsvorganges schildern. Es folgt dann die Darstellung der Anaphasen [1] und des Ruhekerns und mit der Betrachtung der Prophasen kehren wir zum Ausgangspunkt zurück. Dieser Gang der Darstellung schien mir desshalb der geeignetste, weil er einmal den besten Anschluss an das Vorausgegangene giebt; sodann aber ist das Ausgehen vom Ruhekern ungeeignet, weil in den Furchungszellen einer gewissen Größe, wie sie natürlich der Darstellung zu Grunde liegen, ein eigentliches Ruhestadium nicht erreicht wird.

Die erste Furchungsspindel zeigt uns deutlich die acht Chromosomen zur Äquatorialplatte angeordnet. In Fig. 27 ist ein senkrecht zur Spindelachse geführter Schnitt nach einem Eisenhämatoxylinpräparat dargestellt, der die gesammte Äquatorialplatte enthält und die acht langen, fadenförmigen Chromosomen sehr schön zeigt. Einen der Spindelachse parallel verlaufenden Schnitt zeigt uns Fig. 21 [2], in der die in der Äquatorialebene angeordneten Chromosomen angeschnitten oder in Profilansicht erscheinen. Besser erkennen wir die Anordnung der achromatischen Theile. Die an den Polen liegenden Centrosomen bilden in gewöhnlicher Weise den Mittelpunkt der Polstrahlungen und sind durch die in Form eines Doppelkegels ausgebildete Spindelfigur mit einander verbunden. Die feinere Struktur der Strahlungen ist bei der Vergrößerung, die unsrer

---

[1] Anaphasen = Anaphasen + Telophasen (Wilson).

[2] Die Abbildung ist aus zwei auf einander folgenden Schnitten, deren jeder einen Spindelpol enthält, kombinirt.

Figur entspricht, nicht zu erkennen und wird, wie immer wieder betont werden muss, erst bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen (2 mm Apochr.-Imm., Comp.-Oc. 12 u. 18) und einer starken künstlichen Lichtquelle deutlich. Es zeigt sich dann, dass in dem ganzen Plasma nirgends — Centrosomen und Chromosomen ausgenommen — ein besonders differenzirter Theil irgend welcher Art zu finden ist, dass also selbständige achromatische »Fäden« durchaus nicht bestehen. Die Strahlenfigur erweist sich vielmehr als der Ausdruck einer besonderen Anordnung des feinwabig strukturirten Plasmas in genau der gleichen Weise, wie es von BÜTSCHLI (9) und v. ERLANGER (16) beschrieben worden ist und auch in neuester Zeit von verschiedenen Forschern für die verchiedensten Objekte angegeben wurde [z. B. DOFLEIN (14), FRANCOTTE (21), HERFORT (26)]. Die Alveolen sind im Bereich der Strahlenfigur in Reihen angeordnet und täuschen so bei ungenügender Vergrößerung Radien vor. Da übrigens der schwächer lichtbrechende Wabeninhalt wesentlich umfangreicher ist als die gefärbte Wabenwand, so erscheinen auch schon bei mäßiger Vergrößerung die Strahlen gewöhnlich nicht als blasse Fäden, sondern als helle Furchen.

Besonderes Interesse verdienen die Centrosomen, über deren Herkunft ich leider nichts anzugeben vermag. Ich halte mich dabei an die von BOVERI (6) neuerdings wieder festgelegte Nomenclatur und bezeichne die großen, die Pole einnehmenden Kugeln als Centrosomen, die differenzirten Körner in ihrem Innern als Centriolen. Dass in der That die großen Gebilde die Centrosomen sind und nicht etwa mit VAN BENEDEN (2) als die Markschicht der Attraktionssphäre zu betrachten sind, geht für mich daraus hervor, dass sie mit scharfem Kontour von dem sie umgebenden hellen Hof (der Rindenschicht der Attraktionssphäre VAN BENEDEN'S) abgesetzt sind; dass sie ferner an Präparaten, in denen sie sich durch die Färbung von dem Plasma gar nicht unterscheiden, doch bei sorgfältiger Beobachtung durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen aufgefunden werden. (BOVERI giebt an, dass er sie am ungefärbten Präparat bei Betrachtung in Wasser auf das deutlichste sieht.) Ferner nimmt das ganze Gebilde bei Färbung mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon einen von der Farbe des Plasmas abweichenden blauen Ton an. Welche bedeutende Größe die Centrosomen hier erlangen können, ist z. B. auch aus Fig. 23 zu ersehen. Das abgebildete Präparat der ersten Furchungsspindel lässt im Innern der Centrosomen je eine Centriole erkennen, die als homogenes Kügelchen erscheint. Ge-

wöhnlich habe ich sie nicht sehen können, will aber darauf keinen Werth legen, da ja die für ihr Studium wichtige Eisenhämatoxylinmethode wenig zur Anwendung kam. Das Centrosom selbst erscheint niemals homogen, sondern zeigt eine feine Struktur, die ich als eine schaumige deute. In dem kleineren Centrosom der Fig. 21 hat es den Anschein, als ob um die Centriole nur eine einzige Reihe von wenigen Waben mit radiär gestellten Wänden läge, deren dickere Außenwand kapselartig das Centrosom begrenzt. Der das Centrosom umgebende helle Hof besteht aus einer Lage Alveolen, die in der Fortsetzung der Strahlen liegen.

Das Merkwürdigste aber an den beiden Centrosomen ist ihr auffallender Größenunterschied, der nicht etwa durch schiefe Schnittrichtung vorgetäuscht wird. Es fragt sich nun, ob dieser Erscheinung eine Bedeutung zukommt und diese Frage ist zu bejahen. Es hat sich ergeben, dass die Größe des Centrosoms der Größe der durch die Theilung entstehenden Tochterzellen proportional ist. Diese Regel stimmt für die ganze Embryonalentwicklung des *Polystomum* und soll wegen des Interesses, das jene Erscheinung beansprucht, an einigen weiteren Beispielen illustrirt werden. Dass die erste Theilung der Eizelle zur Entstehung zweier ungleich großer Zellen führt, ist aus der Abbildung eines solchen Zwei-Zellenstadiums in Fig. 22 ersichtlich. Von diesen zwei Zellen theilt sich nun die größere wieder in eine größere und eine kleinere, wie aus der Abbildung des Drei-Zellenstadiums in Fig. 25 hervorgeht. In Fig. 22 sehen wir nun die Spindel zu dieser Theilung und erkennen, dass an dem Pole, der der kleineren Zelle angehören wird, auch das kleinere Centrosom liegt, während der entgegengesetzte Pol ein größeres, in diesem Fall eiförmiges Centrosom besitzt. Diese Form des Centrosoma, und zwar gerade des größeren, kam übrigens mehrmals zur Beobachtung; die Längsachse des Ovoid war aber nicht immer der Spindelachse parallel, wie in dem abgebildeten Fall. Vielleicht deutet diese Form den Befunden Boveri's (6) gemäß eine beginnende Theilung des Centrosoms an. In sehr drastischer Weise ist der Größenunterschied noch an dem in Fig. 23 abgebildeten Schnitt durch ein Sechs-Zellenstadium zu erkennen. (Der Schnitt enthält die abgebildeten vier Zellen fast vollständig, die Centrosomen sind also nicht angeschnitten.) Diese drei Beispiele, die ich durch Furchungszellen jeder Größe nach Belieben vermehren könnte, werden genügen, um die Thatsache an sich sicherzustellen.

Die Frage nach dem Grunde der inäqualen Zelltheilung ist viel-

fach diskutirt worden. Auf die einfachste Weise schien sie durch O. HERTWIG theoretisch (28) wie experimentell gelöst zu sein, der die Größe der Zellen mit der ungleichen Vertheilung der Dottermassen in Zusammenhang brachte. Die nicht allgemeine Gültigkeit dieser Regel ist dann von JENNING's (31), ZUR STRASSEN (57), ZIEGLER (55, 56), WILSON (52) u. A. ausführlich erörtert worden. Sie alle führten zahlreiche Beispiele an, bei denen trotz gleichmäßiger Dottervertheilung doch ungleiche Theilung eintritt, vor Allem auch die Bildung der Richtungskörper. Eine positive Erklärung versuchte keiner, indem ZUR STRASSEN nur unbekannte innere Ursachen annahm, während JENNINGS teleologisch die späteren morphogenetischen Processe dafür verantwortlich macht. Auch ZIEGLER führte nur den neuen Begriff der heterodynamischen Centren ein, womit allerdings der Schwerpunkt auf die Wirkung der Centren verlegt war. Auch CONKLIN (11) zog die Wirkung der Centren in Betracht, aber derart, dass er annahm, dass der Grund zur ungleichen Theilung in einer excentrisch gelegenen Spindel zu suchen sei; hierdurch würde die Größe des wirkenden Asters bestimmt, die von der Größe des cytoplasmatischen Areals abhängig ist, das in den Wirkungskreis des Centrosoms fällt. Den Grund für die excentrische Stellung der Spindel sucht er später (12) in Strömungen des Plasmas. Auch FRANCOTTE (21) hat sich dieser Ansicht angeschlossen, auf Grund seiner oben erwähnten Erfahrungen über die Größe der Richtungskörper. Dass diese Erklärung nicht allgemeingültig ist, beweist ein Blick auf unsere Fig. 14, die die das ganze Ei durchziehende erste Richtungsspindel zeigt. In neuester Zeit hat LILLIE (36) im Anschluss an CONKLIN eine proportionale Vertheilung der Sphärensubstanz angenommen. Aber diese »inequality of centers and asters is an effect, not a cause, of unequal cleavage«. Eine Differenz der Pole hat er, so lange die Spindel im Centrum der Zelle steht, vergebens gesucht. Die Frage nach einer möglichen Größendifferenz der beiden Centrosomen ist in neuester Zeit auch von BOVERI (6, p. 113) discutirt worden: »Die Vermuthung liegt nahe, dass da, wo zwei Schwesterzellen in ihren Qualitäten, vor Allem aber in ihrer Größe verschieden sind, eine Verschiedenheit der Centrosomen das Bedingende sein könnte. Halten wir uns in dieser Frage an das, was zu sehen ist, so ist mir weder aus eigener Erfahrung noch aus der Litteratur ein Fall bekannt, wo, etwa bei . . . . der Entstehung von Mikromeren, die Schwestercentrosomen bei ihrer Entstehung sich verschieden dargestellt hätten. Auch bei der ersten Theilung des *Ascaris*-Eies, das,

wie schon HALLEZ erkannt hat, in zwei an Größe und Qualität verschiedene Tochterzellen zerfällt, sind die Centrosomen, die für die beiden Blastomeren bestimmt sind, nicht zu unterscheiden. Allerdings sind Fälle beschrieben worden, wo bei inäqualer Zelltheilung die beiden Cytocentren in späteren Stadien verschieden aussehen. Allein hier ist die Annahme einer differentiellen Theilung nicht im mindesten mehr berechtigt, als die einer nachträglichen verschiedenen Einwirkung der protoplasmatischen Umgebung . . . . Ob eine solche (differentielle Centrosomentheilung) überhaupt vorkommt, dies festzustellen bleibt weiteren Forschungen vorbehalten.« In dem beschriebenen Falle ist nun, glaube ich, eine solche Differenz der Centrosomen erwiesen. Allerdings habe ich die Entstehung der Centrosomen durch Theilung nie beobachten können, kann also nicht angeben, ob besagte Differenz von Anfang an besteht. Da aber die Differenz auf dem Stadium der Äquatorialplatte mit noch ungetheilten Chromosomen, ja, wie Fig. 39 beweist, noch vor Ausbildung der Chromosomen vorhanden ist, und ferner in jedem Fall von Mikromerenbildung mit Zuverlässigkeit zu beobachten ist, so sehe ich keinen Grund, eine »nachträglich verschiedene Einwirkung der protoplasmatischen Umgebung« anzunehmen. Übrigens zeigen bereits VEJDOVSKY's Abbildungen von *Rhynchelmis* (47) in zahlreichen Fällen eine Verschiedenheit der beiden »Periplaste«, wenn auch im Text nicht weiter darauf eingegangen wird. In ihrer neueren Mittheilung über den gleichen Gegenstand weisen aber VEJDOVSKY u. MRÁZEK (48) ausdrücklich auf dieses Verhältnis der beiden Periplasten hin. Auf die Bedeutung, die dieser Erscheinung für das Verständnis der Centrosomenwirkung zukommen kann — spricht sie doch für eine einfach mechanische Einwirkung auf das zu theilende Plasma, die der Größe der Gebilde proportional ist — braucht wohl nicht weiter hingewiesen zu werden. Ich gestehe allerdings zu, dass damit vor der Hand die Frage nach der Ursache der inäqualen Theilung nur um eine Stufe zurückverlegt wird.

Noch sei auf eine Erscheinung hingewiesen, die auch an dem abgebildeten Präparat der ersten Furchungstheilung zu erkennen ist. Wir sehen nämlich, dass das Eiplasma außerhalb der beiden Spindelpole in je einer den Polen aufsitzenden Calotte eine andersartige Beschaffenheit zeigt. Es färbt sich dunkler und erscheint weit homogener. Schon ZELLER hat diese Erscheinung beobachtet, indem er angiebt, dass in dem Ei, das sich zur ersten Theilung anschickt, an den Polen sich eine hellere, durchsichtigere Masse ansammelt;

wenigstens erscheint sie so nach Osmiumbehandlung, während sie nach Einwirkung von Essigsäure im Gegentheil dunkler erscheint. Auch dies spricht dafür, dass es sich um eine Ansammlung homogeneren Plasmas handelt, das wenig oder gar keine Fettbestandtheile enthält. In größeren wie kleineren Furchungszellen erscheint diese dunklere Plasmazone oft als ein zusammenhängender peripherer Mantel, der wie ein Exoplasma sich um ein die mitotische Figur enthaltendes Endoplasma herumlegt. Besonders merkwürdig erscheint es in der in Fig. 24 abgebildeten Zelle aus einem 30-Zellenstadium. Die beiden Tochtersterne sind hier bereits bis dicht an die etwas abgeplatteten Centrosomen gerückt. Die beiden Zellpole werden von je einer ziemlich scharf abgegrenzten, im optischen Schnitt bügelförmigen Kappe solchen dichteren Plasmas eingenommen. Vielleicht gehört diese Erscheinung in die gleiche Reihe mit den von WHITMAN für *Clepsine* (50) und von FOOT für *Allolobophora* (17, 18) beschriebenen »polar rings«, wenn es sich in diesen Fällen auch um Erscheinungen handelt, die mit der Richtungskörperbildung und Befruchtung zusammenhängen. Nach FOOT (18) hängen allerdings diese Dinge mit dem Dotterkern zusammen, was für unser Objekt ausgeschlossen ist.

II. Die Anaphasen.

Nachdem die Chromosomen auf die Tochterzellen vertheilt sind, beginnt die Rekonstitution des Ruhekernes, wenn auch in den meisten größeren Furchungszellen ein vollständiges Ruhestadium nicht erreicht wird. Diese Anaphasen verlaufen nun nicht nach dem gewohnten Schema, sondern in der gleichen eigenthümlichen Weise, die wir oben für die Ausbildung von Ei- und Samenkern beschrieben haben. Die ersten Veränderungen, die zur Rückbildung der Chromosomen in den Tochterzellen führen, sind auf Fig. 30 zu erkennen, die eine Furchungszelle direkt nach der Theilung darstellt. Es ist nur die eine Tochterzelle gezeichnet, die von der anderen noch nicht vollständig getrennt ist. Die Zelle liegt so, dass sie nicht genau im Profil gesehen ist, so dass ein Chromosom über dem großen noch vorhandenen Centrosom liegt. Man erkennt, dass die Chromosomen sich verlängert haben, gewissermaßen in der Längsrichtung aus einander geflossen sind. Dies betrifft aber nur die Plastingrundlage der Kernsegmente, während das Chromatin sich zu feinen Kügelchen zusammengezogen hat, die in den Plastinzügen liegen. In einem deutlich gesonderten solchen Zug, dem, der über dem Centrosom liegt,

zähle ich 5 Chromatinkugeln. Ob jedes Chromosom die gleiche Zahl bildet, ist schwer zu sagen, zumal die Plastinzüge, die den übrigen Chromosomen entsprechen, wohl nicht mehr getrennt verlaufen, sondern schon mit einander verschmelzen. Die Ähnlichkeit dieses Bildes mit den früher bei dem Befruchtungsvorgang geschilderten Verhältnissen leuchtet wohl sofort ein.

Genau so wie es nun oben für die Bildung von Ei- und Samenkern geschildert wurde, treten bei der weiteren Entwicklung die Chromatinkörnchen in den Vordergrund, indem sie sich durch mächtiges Anwachsen zu jenen merkwürdigen Karyomeriten umbilden. Einen ersten Schritt in dieser Richtung erkennt man an den beiden Zellen A_1 und A_2 des Dreizellenstadiums Fig. 25. In den beiden erst kürzlich aus der Theilung hervorgegangenen Zellen sind die Polstrahlungen noch schwach vorhanden, ferner auch zarte Verbindungsfasern angedeutet. In die blassen und homogen erscheinenden Plastinzüge sehen wir die Chromatinkügelchen eingelagert, die schon eine gewisse Größe erlangt haben und jetzt wieder als Karyomeriten bezeichnet werden sollen. Ihre genaue Zahl vermag ich nicht anzugeben, weil mir der folgende Schnitt fehlt. Bei der beträchtlichen Schnittdicke dürfte aber wenigstens der größte Theil im Schnitt vorhanden sein und die Zahl um 16 schwanken. Die bei Fig. 30 besprochenen Chromatinkörnchen werden also wohl nicht sämmtlich zu Karyomeriten, sondern verschmelzen jedenfalls zum Theil. In der größeren Zelle A_1 sind die bereits breiter und weniger scharf begrenzt erscheinenden Plastinzüge annähernd parallel angeordnet. In der Zelle A_2 dagegen erscheinen sie eigenthümlich radienartig angeordnet, mit spitzen Enden nach dem Pol zu konvergirend, peripher zu breiten Straßen zusammenfließend. Man hat den Eindruck, dass das Plastin der Richtung der Radien entlang aus einander fließe.

Nunmehr wachsen die Karyomeriten, genau wie früher beschrieben, zu beträchtlicher Größe heran, wobei sie einen großen Theil der Zelle einnehmen. Besonders in Furchungszellen mittlerer Größe erscheinen sie dann zunächst als ein Haufen annähernd gleich großer intensiv gefärbter Kugeln. Das Plastin ist wieder verschwunden und die Karyomeriten liegen in helleren Höfen, die ohne scharfe Grenze in das umgebende Plasma wie in einander übergehen. Fig. 28 zeigt eine solche Zelle aus einem 12-Zellenstadium. Das Centrosom ist hier mit schwacher Andeutung einer Strahlung noch erhalten. Fig. 36 zeigt ferner zwei solcher Zellen, die als Schwesterzellen anzusehen sind. Sie sind vollständig erfüllt von Karyomeriten verschiedener Größe, die

von ihren hellen bläschenartigen Höfen umgeben sind. Alle diese Höfe sind, wie es scheint, zu einem großen traubigen Gebilde verschmolzen.

Sehr häufig nun findet man, dass unter den Karyomeriten zwei zu besonderer Größe heranwachsen und dann auch stark vacuolisirt werden. Diese liegen dann, wie aus Fig. 29 und 31 erkannt werden kann, an entgegengesetzten Polen des Eies. Die übrigen kleinen Karyomeriten liegen in diesem Fall — stets von ihren helleren Höfen umgeben — nahe der Zelloberfläche und lassen das Centrum der Zelle frei (Fig. 31). Ich habe Zellen beobachtet, bei denen sämmtliche Karyomeriten einen Ring dicht unter der Oberfläche bildeten und den größten Theil der Zelle frei ließen. Sehr auffallend ist, dass in diesen Stadien die kleinen Karyomeriten immer zu Paaren angeordnet sind. Dies erinnert, im Verein mit dem Auftreten der großen Karyomeriten, lebhaft an die oben beschriebenen Verhältnisse des Samenkerns und legt auch hier den Gedanken nahe, dass je ein Paar der kleinen Karyomeriten einem Chromosom entsprechen könne. Leider vermag ich dies nicht bestimmt anzugeben. Die Zahl der Paare ist allerdings immer annähernd die gleiche, wie die der Chromosomen, scheint aber nicht ganz konstant. So enthält die in Fig. 29 abgebildete Zelle sieben Paare (im Schnitte liegen sechs davon), die Zelle in Fig. 31 hat acht Paare und ferner noch das kleine starkgefärbte Kügelchen nahe dem einen großen Karyomerit und bei wieder einer anderen Zelle konnte ich neun Paare zählen. Es sei noch hinzugefügt, dass ich solche Bilder nur in größeren Zellen gesehen habe. In den kleineren Zellen scheint die Bildung des ruhenden Kernes sehr schnell vor sich zu gehen, nachdem einmal ein Stadium erreicht ist, wie es in Fig. 36 abgebildet ist. Es kann aber auch nicht bestimmt behauptet werden, dass die größeren Zellen dieses Stadium stets durchlaufen, da sich viel häufiger Zellen fanden, in denen die Karyomeriten regellos im Plasma vertheilt waren. Welche Bedeutung schließlich den beiden großen Karyomeriten zukommt, ist schwer anzugeben. Ein nicht ganz unwahrscheinlicher Erklärungsversuch soll später gegeben werden.

Bei einem den Figg. 28 und 36 entsprechenden Stadium, bei dem die die Karyomeriten umhüllenden hellen Bläschen mit einander zu einer traubigen Masse verschmolzen sind, kann man bereits von einem Kern reden. Wenn aber die Karyomeriten so unregelmäßig in der ganzen Zelle zerstreut sind, wie es bei den meisten größeren Zellen der Fall ist, muss erst ein Zusammenschluss zur Bildung des Kernes erfolgen. Dies geschieht dann, indem die Höfe sich gruppenweise zu

unregelmäßig lappigen Gebilden vereinigen, die dann ihrerseits wieder mit einander zu einem einheitlichen Kern verschmelzen. In der in Fig. 29 abgebildeten Zelle scheint es, dass die Höfe zu der helleren Zone verschmolzen sind, die das ganze Innere der Zelle einnimmt und — im Präparat nicht deutlich sichtbare — periphere Fortsätze entsendet, in denen die Karyomeriten liegen. Jedenfalls resultirt immer ein großes, vielfach gelapptes und gebuchtetes Gebilde, das im gefärbten Präparat hell erscheint und scharf — wenn auch ohne Membran — vom umgebenden Plasma abgesetzt ist, indem es immer den größten Theil der Zelle ausfüllt (Fig. 37). Das Innere des Kernraumes, wie wir jetzt wohl sagen können, zeigt die gleiche schaumige Struktur wie das Plasma der Zelle, nur ist sie hier viel lockerer, was auch das helle Aussehen bedingt. Im Inneren liegen die Karyomeriten verschiedener Größe regellos, deren Zahl im Anfang dieselbe ist wie in früheren Stadien. Mit fortschreitender Ausbildung des Ruhekernes nimmt aber ihre Zahl ab, und es treten drei besonders große Kugeln immer mehr hervor, die drei Nucleolen des ruhenden Kernes. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese in Beziehung stehen zu den großen Karyomeriten, die oben (s. Fig. 29 und 31) beschrieben wurden und die auch in 3-Zahl vorkommen können, wie Fig. 29 beweist, die bei *k* den dritten im Anschnitt zeigt. Es ist mir unmöglich anzugeben, was aus den Karyomeriten wird. Es wäre ja möglich, dass sie zur Bildung der drei Nucleolen verschmelzen — die großen Karyomeriten wären dann gewissermaßen als Centren des Vorganges zu denken — und es sind mir in der That auch Bilder vorgekommen, die darauf hindeuten können. Wahrscheinlicher ist aber, dass sie wenigstens zum Theil ihr Chromatin zum Aufbau des Kerngerüstes verwenden, in dessen Maschen feine Chromatinkörnchen eingelagert sind. Die Ausbildung des Kerngerüstes geht jedenfalls so vor sich, dass das Wabenwerk des Kernraumes sich immer mehr auflockert und dann die chromatischen Körnchen und wohl auch das Plastin der Karyomeriten in sich aufnimmt.

Ein vollständiger Ruhekern wird, wie erwähnt, bei den größeren Zellen meistens nicht ausgebildet. Die neue Theilungsfigur kann dann bereits wieder auftreten, wenn ein Stadium erreicht ist, das dem der Fig. 29 oder 36 entspricht. Kerne mit viellappigem, blassem Aussehen, die auch schon ein lockeres Kerngerüst besitzen, kommen vielfach auch in den großen Furchungszellen vor. Niemals habe ich aber dort Ruhekerne von runder oder ovaler Gestalt mit den typi-

schen drei Nucleolen gesehen. In Fig. 33 sei noch ein 3-Zellenstadium mit der Ruhe nahen Kernen abgebildet, die durch ihre regelmäßige Lappung und die merkwürdige excentrische Lage auffallen. In kleineren Furchungszellen finden sich dann sehr große, kugelige oder ovale Kerne, die den größeren Theil der Zelle einnehmen (Fig. 40). Sie besitzen ein regelmäßiges, grob-alveoläres Kerngerüst mit eingelagerten Mikrosomen und die drei großen Nucleoli.

III. Die Prophasen. Die Karyomeriten und ihre Bedeutung.

Um zu unserem Ausgangspunkt zurückzugelangen, wäre schließlich noch die Bildung der Theilungsfigur aus dem ruhenden Kern zu besprechen. Leider ist das, was ich darüber mittheilen kann, recht wenig, wenn auch nicht ganz so dürftig, wie die Angaben über die entsprechenden Stadien des ungefurchten Eies. Um die sogenannten achromatischen Theile, Spindel und Centrosom gleich vorwegzunehmen, sei bemerkt, dass das Centrosom immer erst zu sehen ist, wenn der Kern bereits aufgehört hat, als solcher zu existiren. Es liegt in diesen Fällen als große, blasse Kugel inmitten einer dunkler gefärbten strahligen Attraktionssphäre. Seine Theilung habe ich nicht beobachtet, sie muss aber schon ziemlich früh vor sich gehen, da die beiden Centrosomen bereits vor Ausbildung der Chromosomen ihren Platz an den Polen der Strahlung eingenommen haben (Fig. 39). Die Spindel selbst dürfte wegen ihrer so frühzeitigen Ausbildung von der Substanz des Kernes unabhängig sein.

Die Bildung der Chromosomen scheint, wenn auch nicht dem Wesen, so doch der Form nach verschieden zu sein bei den Zellen, die sich schnell weiter theilen, ohne einen Ruhekern zu bilden und denjenigen, die zuvor völlig zur Ruhe zurückkehren. Für den ersten Fall liegt mir nur ein Präparat vor, das in Fig. 34 abgebildet ist. In der größeren Zelle liegen die Karyomeriten zerstreut inmitten ihrer hellen Höfe, die noch nicht so scharf vom umgebenden Plasma abgegrenzt sind, wie auf späteren Stadien. An fünf dieser Karyomeriten sind nun feine gefärbte Fäden angeheftet, die aus ihnen herauszuwachsen scheinen, und innerhalb der hellen Höfe liegen. Bei *a* sehen wir einen solchen mehrmals geknickten Faden von ziemlicher Länge. Bei *b* haben wir einen solchen U-förmig gebogenen Faden, der mit beiden Enden dem Karyomeriten anzuhaften scheint. Ich glaube dies bestimmt als ein Stadium der Chromosomenbildung deuten zu müssen. Wie man sich den Vorgang im Einzelnen vorstellen kann, ist allerdings schwer zu sagen. Ob alle

Karyomeriten in der Bildung der Chromosomen aufgehen, wie viele derselben sich an der Bildung eines Chromosoms betheiligen und wie die zerstreut entstehenden Chromosomen zur Bildung der Äquatorialplatte zusammentreten, haben weitere Untersuchungen festzustellen. In der Bildung der Chromosomen aus den Karyomeriten glaube ich den gleichen Vorgang sehen zu müssen, den Carnoy und Lebrun (10) bei der Entstehung der Chromosomen aus Nucleolen im *Triton*-Ei beschrieben.

Was über die Chromosomenbildung in den kleineren Zellen mit vollständigem Ruhestadium des Kernes zu ermitteln war, zeigen die Figg. 35, 38 u. 39. Fig. 38 u. 39 stellen ungefähr das gleiche Stadium dar; der Schnitt Fig. 39 ist parallel der Längsachse der Spindel geführt, der Fig. 38 dargestellte dagegen senkrecht dazu, so dass die beiden Spindelpole mit den Centrosomen im vorhergehenden und im folgenden Schnitt liegen. In beiden Präparaten sind noch zwei der drei großen Nucleolen des Ruhekerns erhalten, haben jedoch ein anderes Aussehen angenommen. Sie sind nicht vacuolisirt und machen den Eindruck, als ob ihre färbbare Masse nur als dünne Schale einen blassen Kern einschließe. In Fig. 39 sehen wir bei *k* einen halbkugeligen blassen Körper mit stärker gefärbter Randzone. Ich glaube ihn als Rest des dritten Nucleolus ansprechen zu müssen. Eine vielleicht eben so aufzufassende Bildung findet sich bei *k* in Fig. 38 als blasses Kügelchen mit dunklerem Kontour. In beiden Figuren sehen wir nun, dass die Nucleolen in einer merkwürdigen, ziemlich stark tingirten Substanz liegen. Fig. 38, die sie in der Flächenansicht zeigt, lässt erkennen, dass sie als eine unregelmäßige Platte den Äquator der Zelle einnimmt. Sie besteht, wie der Vergleich mit der Profilansicht in Fig. 39 lehrt, aus einer Anzahl wolkenartiger Flecken, die durch schmälere Züge mit einander in Verbindung stehen. Bei *c* in Fig. 38 sind diese Züge strahlenartig um ein Centrum angeordnet, so dass man, wären die anderen Schnitte mit den Centrosomen nicht da, glauben könnte, die Bildung dieser letzteren vor sich zu haben. Ihre Entstehung muss diese dunkle Substanz aus dem Kerngerüst genommen haben, welchen Theilen desselben sie aber entspricht und wie sie daraus hervorgegangen ist, lässt sich nicht sagen. Sie ist jedenfalls eine entsprechende Bildung, wie sie oben vor der Entstehung der ersten Richtungsspindel beschrieben wurde. In diese Substanz nun sieht man in Fig. 38 feine gefärbte Körnchen und Fädchen eingelagert, die ich mit der Bildung der Chromosomen in Zusammenhang bringen möchte. Deutlicher ist dieser

Zusammenhang in Fig. 39, wo man bei *ch* deutlich feine gebogene Fäden und Schleifen von körnigem Aussehen erkennt. Noch besser zeigt diesen Zusammenhang aber Fig. 35, die ein etwas fortgeschritteneres Stadium vorstellt. Es ist nur noch einer von den Nucleolen erhalten und die dunkel gefärbte Masse grenzt sich nicht mehr scharf vom übrigen Plasma ab. In ihr liegen mehrere gewundene, intensiv gefärbte Fäden, die die Anlage der Chromosomen darstellen. Im Übrigen sei hier auch auf Fig. 9 hingewiesen, die die Chromosomenbildung im reifenden Ei darstellt und unverkennbare Ähnlichkeiten mit dem eben beschriebenen darbietet (s. p. 404). Wie man sich die Betheiligung der verschiedenen Kernsubstanzen bei der Bildung der Chromosomen denken kann, ist schwer zu sagen. Zunächst scheint es mir sicher, dass die Chromosomen wenigstens zum Theil aus der Nucleolensubstanz hervorgehen. Ob diese sich dabei erst auflöst, oder ob sie die Chromosomen in ähnlicher Weise aus sich hervorgehen lässt, wie es für die Karyomeriten anzunehmen ist, weiß ich nicht. Wahrscheinlich werden sich aber auch Theile des Kerngerüstes betheiligen, das ja wohl auch Substanz der ehemaligen Karyomeriten enthält. Jedenfalls bleibt hier noch sehr viel aufzuklären.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, noch einige Bemerkungen über die Karyomeriten anzuknüpfen, die ja in dieser Untersuchung eine wichtige Rolle spielen. Was zunächst den Terminus betrifft, so entnehme ich ihn, wie erwähnt, einer Arbeit von Böhm (3) über *Petromyzon Planeri*. Hier soll nach diesem Autor der Spermatozoonkopf in eine Anzahl Kügelchen zerfallen, die Spermatomeriten, dasselbe thut der weibliche Vorkern, indem er in Ovomeriten zerfällt, und die ihrer Herkunft nach nicht mehr zu unterscheidenden Bläschen des Furchungskerns sind die Karyomeriten. Bei einer erneuten Untersuchung des gleichen Gegenstandes vermochte nun Herfort (26) diese Gebilde nicht zu finden, abgesehen von den Spermatomeriten auf gewissen Stadien, und glaubt daher, dass sie nicht vorhanden sind. Die principielle Übereinstimmung mit den oben beschriebenen Dingen scheint mir aber so groß, dass ich es nicht für unmöglich halte, dass Herfort die betreffenden Stadien entgangen sind.

Böhm bespricht übrigens in seiner Arbeit auch die bekannten Angaben von Platner (39) über *Arion*, dessen »Karyosomen« er als seinen Meriten entsprechende Bildung erachtet. Ich glaube, dass dies in der That der Fall ist, trotz der merkwürdigen Angaben von Platner über ihre Bedeutung. (Er glaubt, dass aus ihnen die Spindelfasern entstehen.)

Das, was ich als Karyomeriten bezeichne, umfasst also auch die BÖHM'schen Spermato- und Ovomeriten. Man möge aber den Ausdruck Karyomerit nicht als einen scharf definirten Begriff ansehen. Denn das, was ich so bezeichne, sind jedenfalls sehr verschiedenartige Gebilde, also z. B. die großen und kleinen Formen, solche, die direkt aus den Chromosomen hervorgehen, und solche, die durch Verschmelzung oder Theilung anderer entstehen. Ich verwende die Bezeichnung also gewissermaßen im weiteren Sinne und provisorisch, um über die Natur der betreffenden Gebilde nichts zu vindiciren, etwa in gleicher Weise, wie man von Nucleolen im weiteren Sinne sprechen kann, ohne Werth darauf zu legen, ob sie Chromatin- oder Plastinnucleolen etc. sind. Ferner bezeichne ich ja auch mit Karyomerit nur die gefärbten Kugeln, während die BÖHM'schen Meriten wohl den Kugeln sammt ihren Höfen entsprechen.

Betrachten wir das Allgemeine des Vorganges der Karyomeritenbildung in den Anaphasen, so ist es jedenfalls sicher, dass die Karyomeriten mit ihren Höfen nichts Anderes vorstellen als die Kernbläschen, die so vielfach bei der Kernrekonstruktion auftreten. Schon vor 25 Jahren hat BÜTSCHLI (8) diese Erscheinung für *Cucullanus*, *Limnaeus*, *Succinea*, *Nephelis* und die Spermatogonien von *Blatta* eingehend beschrieben[1] und seitdem finden wir den Vorgang von den verschiedensten Beobachtern für die verschiedensten Objekte geschildert. Es handelt sich meist darum, dass die Chromosomen nach der Theilung bläschenförmig werden und diese Bläschen dann zum Kern verschmelzen. Über das Verhalten des Chromatins hierbei wird wenig mitgetheilt, da die Bläschen meistens auch zu klein sind, um viel erkennen zu lassen. Ein solches excessives Wachsthum der Bläschen und ein ähnliches Verhalten ihrer Chromatinbestandtheile

[1] Es ist an der Zeit, auf eine historische Nachlässigkeit hinzuweisen, die in der cytologischen Litteratur gang und gäbe geworden ist. Ich meine die auffallende Ignorirung der grundlegenden Untersuchungen BÜTSCHLI's (8) aus dem Jahre 1876, in denen die Erscheinungen der Mitose zum ersten Male gründlich untersucht und dargestellt wurden. Ein typisches Beispiel, das sich gerade auf den hier besprochenen Gegenstand bezieht, bietet die neueste Publikation von MONTGOMERY (38). Dieser zählt nicht weniger als 24 Arbeiten auf, die die bläschenförmige Umwandlung der Chromosomen beschreiben, darunter Arbeiten von REMAK aus dem Jahre 1855 (!) und von OELLACHER (1872), während BÜTSCHLI's Untersuchungen, in denen der Gegenstand zum ersten Male im richtigen Zusammenhang dargestellt und so ausführlich behandelt wurde, wie seitdem nie wieder, keine Erwähnung finden. Das Gleiche ist in dem bekannten Lehrbuch von HENNEGUY (25) der Fall, dem MONTGOMERY einen Theil seiner Citate entnahm.

wie bei *Polystomum* ist meines Wissens noch nicht beschrieben worden. Es sei nur noch erwähnt, dass in einer der vorläufigen Mittheilungen von van der Stricht (45) über *Thysanozoon* eine Abbildung gegeben wird, die den Ei- und Samenkern ebenfalls aus ziemlich großen Bläschen mit dunkel gefärbten Inhaltskörpern bestehend erkennen lässt.

Dass in den Karyomeriten das gesammte Chromatin der Chromosomen enthalten ist, geht aus obigen Beschreibungen wohl ohne Weiteres hervor. Ob sich dasselbe nun aber in bestimmter Weise auf sie vertheilt und in welcher Weise dies wohl geschieht, ist schwer zu entscheiden. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen (s. p. 414), dass die paarweise Anordnung der Karyomeriten im Samenkern wohl von principieller Bedeutung sein kann und die korrespondirenden Angaben von Wheeler (49) und van der Stricht (46) angeführt. Dem können wir jetzt noch die paarweise Anordnung der Karyomeriten in den Anaphasen der Furchungszellen zugesellen und auf das oben über das Verhältnis der Karyomeriten zur Chromosomenzahl Gesagte hinweisen. Ich möchte danach in der That annehmen, dass ursprünglich jedem Chromosom ein Karyomeritenpaar entspricht. Jeder Karyomerit seinerseits entsteht vielleicht durch Verschmelzung einer bestimmten Zahl kleinster Chromatinkörnchen, wie sie zuerst bei der Rückbildung der Chromosomen auftreten. Es würden sich dann die Karyomeriten vielleicht mit den Chromiolen Eisen's (15) in Beziehung setzen lassen. Diese Annahme würde vielleicht auch die Fälle erklären, in denen ich in einer einzelnen Zelle überaus zahlreiche Karyomeriten (ca. 40) fand. Es haben sich da vielleicht die eben erwähnten kleinen Chromatinkörnchen sämmtlich in Karyomeriten umgewandelt. Die großen Karyomeriten, die wir als die Grundlage der Nucleolen des Ruhekerns deuteten, wären dann die Chromoplasten Eisen's, die gewissermaßen der Chromosomenbildung oder einer sonstigen Funktion der Karyomeriten vorstehen. Bei dem regen Stoffwechsel, dem die Karyomeriten sicher unterliegen und den daraus folgenden Theilungen, eben so bei den sicher auch vorkommenden Verschmelzungen ist die Inkonstanz ihrer Zahl jedenfalls begreiflich.

Schließlich noch einige Worte über die Bedeutung der Karyomeriten im Zellleben. Ich glaube, dass es keinem Zweifel unterliegen wird, dass die Umwandlung der Chromosomensubstanz in Karyomeriten zunächst eine Oberflächenvergrößerung bedeutet, die im gleichen Sinn aufzufassen ist, wie das von Rückert (40) beschriebene

Riesenwachsthum der Chromosomen im Selachierei. »Es wird wohl Niemand bezweifeln, dass das Chromatingerüst in steter Wechselbeziehung zur übrigen Substanz des Kernes und zur Zellsubstanz steht. Diese Wechselwirkungen werden cet. par. um so energischer vor sich gehen können, je größer die Oberfläche ist, welche das Chromatingerüst seiner Umgebung darbietet. Sie würden daher beeinträchtigt werden, wenn das Wachsthum der Chromosomen zu so riesigen Dimensionen in einer einfachen Anschwellung des ganzen Gebildes ..... bestehen würde.« Dass in der That bei *Polystomum* in der Wechselwirkung zwischen Kernsubstanz und Protoplasma der Grund zu jener Umbildung der Chromosomen liegt, wird auch durch das spätere Verhalten der Karyomeriten bewiesen, die ja in der ganzen Zelle sich zerstreuen (ob durch eigene amöboide Beweglichkeit ihrer Höfe oder durch Strömungen im Plasma, ist gleichgültig) und so reichlich Gelegenheit zum Stoffaustausch haben. Welcher Art dieser Stoffwechsel ist, lässt sich vielleicht auch erschließen, wenn wir erwägen, dass im Laufe der Embryonalentwicklung eines Trematoden dieser auf Kosten der Dotterzellen beträchtlich anwächst. Die hierbei in Betracht kommenden Ernährungsvorgänge fallen natürlich in die Zeit der sogenannten Zellruhe, die in diesem Fall aber besser als Zeit der vegetativen Thätigkeit zu bezeichnen wäre. Wir müssen also desshalb annehmen, dass die Karyomeriten der Ernährung der Zelle und ihren Stoffwechselbeziehungen zur Außenwelt (den Dotterzellen) vorstehen.

Noch sei kurz auf die Möglichkeit einer phylogenetischen Deutung der Karyomeritenbildung hingewiesen. Häcker (24) konnte im Anschluss an die Versuche einiger Botaniker durch Einwirkung von Äther auf die Eier von *Cyclops brevicornis* bewirken, dass sich die Chromosomen zu bläschenförmigen Theilkernen umbildeten, ein Umbildungsprocess, der in seinen letzten Phasen an die Metamorphose des kompakten Spermakerns zum bläschenförmigen männlichen Vorkern erinnere. Die Bläschen verschmelzen dann zu einer Anzahl von Theilkernen. Häcker schließt daraus: »Und wenn also, wie dies nicht nur bei *Cyclops*, sondern auch bei verschiedenen anderen Metazoen der Fall ist, schon bei der normalen Furchung die Tochterkerne durch Verschmelzung mehrerer selbständig gebildeter Theilkerne entstehen, so dürfte speciell hierin ein primitives Merkmal liegen, ein Merkmal, welches darauf hinweist, dass der Furchungskern des Metazoeneies ursprünglich ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Theilkernen darstellt.« Zu ähnlichen

Ansichten ist auch SPULER (43) bei der Untersuchung von degenerirenden Eizellen des Säugerovariums gelangt und anscheinend unabhängig von diesen beiden Forschern auch MONTGOMERY (38). Vielleicht ließe sich dieser Gedankengang auch auf die hier beschriebenen Erscheinungen übertragen; weitere Spekulationen möchte ich aber darüber hier nicht anstellen.

Zum Schlusse möchte ich die angenehme Pflicht erfüllen, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrath Prof. O. BÜTSCHLI für alle Unterstützung und Förderung, die er mir in reichstem Maß angedeihen ließ, meinen innigsten Dank auszusprechen, und nicht minder auch Herrn Prof. A. SCHUBERG für Alles, was ich ihm verdanke.

Heidelberg, im November 1901.

Nachtrag bei der Korrektur.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine Untersuchung von HALKIN über den gleichen Gegenstand, die desshalb nachträglich noch besprochen werden muss[1], so weit sie sich auf das eben behandelte Thema bezieht. Auf die Untersuchungen dieses Autors über die Furchung und erste Entwicklung will ich an anderem Orte zurückkommen. HALKIN war im Stande, in die ersten Vorgänge vor Bildung des ersten Richtungskörperchen tiefer einzudringen, als es mir gelang, wenigstens so weit es die achromatischen Strukturen angeht. An der Peripherie des Eies tritt bei noch völlig intaktem Kern eine Sphäre auf, deren Centrum von einem geknickt-stabförmigen Centralkörper eingenommen wird. Ihre Strahlen reichen allmählich bis zum Kern, der an dieser Stelle eine Einbuchtung erfährt. Indem die Sphäre mehr ins Innere des Eies rückt, kommt ein Bild zu Stande, das dem in Fig. 3 abgebildeten entspricht. Nunmehr theilt sich der Centralkörper und es bildet sich ein Amphiaster, der aber in gar keinem Zusammenhang mit dem Kern steht. Aus dem Kern nun bilden sich, — wie, wird nicht angegeben, — Chromosomen von zunächst ganz unregelmäßiger Form, die allmählich biskuitförmig werden. Ihre Zahl ist zehn. Inzwischen sind auch die Sphären an die beiden Pole gerückt und die erste Richtungsspindel ist fertig. Das Diasterstadium und die Bildung des Richtungskörperchen konnten

---

[1] H. HALKIN, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biol. T. XVIII. 1901.

nicht beobachtet werden. So weit diese Angaben sich auf die achromatischen Theile der Zelle beziehen, möchte ich mir kein Urtheil darüber erlauben. In Bezug auf die chromatischen aber glaube ich, werden meine abweichenden Beobachtungen sogar durch HALKIN's eigene Zeichnungen gestützt. Bei der Bildung der Chromosomen soll nach diesem ja nur das Kerngerüst in Frage kommen, während der Nucleolus eine Zeit lang noch erhalten bleibt und dann zu Grunde geht. Nun finden sich aber auf den HALKIN'schen Figuren 2 und 6 gerade zwei Stadien abgebildet, die mir fehlende Übergangsbilder zwischen meinen Figg. 13 und 4 darstellen. Das eine Ei zeigt den Nucleolus in zwei ungleich große Kugeln gleichen Aussehens zerfallen, während im anderen aus dem Nucleolus zwei kleinere Kugeln ausgetreten sind. Was aus diesen wird, wird nicht angegeben, mir scheint es aber unzweifelhaft zu sein, dass darin der Beginn der Karyomeritenbildung zu sehen ist. Es scheint mir danach keinem Zweifel zu unterliegen, dass der Nucleolus das ganze Chromatin des Kernes enthält, aus dem sich die Chromosomen bilden. Übrigens mehren sich auch in neuester Zeit die Angaben, die eine solche Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus beweisen, wie z. B. die kürzlich erschienenen Untersuchungen von HARTMANN[1] und WILSON[2]. Was die unregelmäßige Gestalt der Chromosomen vor der Bildung des ersten Richtungskörperchen betrifft, so dürfte sie wohl auf schlechter Fixirung beruhen, da niemals dergleichen sich auf meinen Präparaten fand, und da auch die HALKIN'schen Bilder der Chromosomen der zweiten Richtungsspindel dies deutlich zeigen. Auf die Chromosomenzahl will ich weiter unten zu sprechen kommen.

In vollständiger Übereinstimmung mit dem oben Ausgeführten weist HALKIN auch auf die Bedeutung der das ganze Ei durchsetzenden Richtungsspindel für die Mechanik der inäqualen Zelltheilung hin. Das Tochterplattenstadium und die Bildung des Richtungskörperchen konnte HALKIN nicht feststellen; in meinen Präparaten gehören diese gerade zu den häufigeren Stadien. Auch in Bezug auf das schnelle Verschwinden des Richtungskörperchen stimmen unsere Angaben überein.

Nach HALKIN theilt sich nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers die Sphäre, in der nunmehr keine Centralkörper mehr

[1] M. HARTMANN, Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. XV. 1902.

[2] E. B. WILSON, Experimental studys in cytology. I. Arch. f. Entwicklungsmechanik. XII. 1901.

vorhanden sind, was ja auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Von den Chromosomen konnte HALKIN nicht viel sehen, die Figuren geben statt ihrer nur gefärbte Körnchen wieder, während sie in meinen Präparaten gerade hier schön in Schleifenform hervortreten. Nachdem beide Richtungskörper ausgestoßen wurden, bleiben im Ei nach HALKIN noch zehn Chromosomen zurück. Wie dies zu Stande kommen soll, nachdem die ursprüngliche nicht reducirte Zahl auch zehn betrug, ist mir nicht ganz klar. Für die erste Richtungsspindel wird später die Chromosomenzahl 20 angegeben. Sicherlich sind diese Zahlen nicht richtig. Ich konnte sowohl bei der Bildung des zweiten Richtungskörperchens, als auch bei der ersten Furchungsspindel mit ziemlicher Sicherheit die Zahlen vier resp. acht feststellen und kann es auch für die Furchungszellen versichern, dass eine so hohe Zahl wie 20 gänzlich ausgeschlossen ist.

Was die Bildung der Vorkerne betrifft, so weichen unsere Resultate beträchtlich von einander ab. HALKIN sieht an der Peripherie des Eies eine Gruppe kleiner Bläschen auftreten, deren jedes einen Nucleolus enthält. Später tritt dann gegenüber noch eine zweite Gruppe solcher Bläschen auf. Von Chromatin ist in diesen keine Spur vorhanden; dies soll sich aufgelöst haben, während die großen Nucleolen als nicht chromatisch betrachtet werden. Dass diese Auffassung irrthümlich ist, dürfte aus meinen obigen Ausführungen zur Genüge hervorgehen: es unterliegt gar keinem Zweifel, dass diese Nucleolen (Karyomeriten) das Chromatin der Chromosomen, aus denen sie hervorgegangen sind, enthalten. Die Stadien, die dies mit Sicherheit erweisen, sind HALKIN entgangen. Auch konnte HALKIN die merkwürdige Umformung des Spermakerns nicht beobachten. Die Beschreibung des allmählichen Heranwachsens der Bläschen stimmt mit meinen Befunden überein, dagegen glaube ich, dass dem belgischen Autor in der Deutung einiger Stadien ein wesentlicher Irrthum untergelaufen ist. Er giebt nämlich an, dass nach einiger Zeit männlicher und weiblicher Vorkern sich so in der Peripherie des Eies anordnen, dass sie nur in der einen Eihälfte liegen, während in der anderen sich die Sphäre mit dem Centrosom findet. Die Abbildungen aber, die von diesen Stadien gegeben werden, lassen es mir sehr wahrscheinlich erscheinen, dass es sich um die Stadien vor der Bildung des ersten Richtungskörpers handelt, die meinen Figg. 4, 5, 8, 9, 10 entsprechen. Das Centrosom würde sich ähnlich verhalten, wie ich es in Fig. 14 dargestellt habe. Dass auch HALKIN auf seinen Präparaten von diesem Stadium nichts von den oben erwähnten

stabförmigen Centralkörpern gesehen hat, scheint mir nicht gegen meine Deutung beweisend zu sein, da bei der ausschließlichen Anwendung der HEIDENHAIN'schen Färbung der Grad der Extraktion für die Darstellung solcher Gebilde sehr wesentlich ist. Ich glaube vielmehr, dass auch bei der ersten Richtungsspindel große kugelige Centrosomen vorhanden sind, die bei HALKIN's Methoden nicht dargestellt wurden, und dass den stabförmigen Gebilden der Werth von Centriolen (BOVERI) zukommt. Demnach bliebe die Frage nach der Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel bei *Polystomum* offen.

Das Chromatin der ersten Furchungsspindel besteht nach HALKIN zunächst nur aus unregelmäßigen Bröckchen, erst später finden sich kurze, gebogene Stäbchen. Dass diese Angaben jedenfalls auf nicht gut konservirtem Material beruhen, wird wohl durch meine Fig. 27 bewiesen. Auch die auffallende Ungleichheit in der Größe der Centrosomen ist HALKIN entgangen. Die merkwürdigen dunkler gefärbten Zonen an den beiden Polen des Eies werden in Übereinstimmung mit meinen Befunden beschrieben.

Heidelberg, im Februar 1902.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. E. VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Mém. cour. de l'Acad. R. d. S. de Belgique. 1870.
2. E. VAN BENEDEN et A. NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Ac. Roy. Belg. 1887.
3. A. BÖHM, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. Arch. mikr. An. Bd. XXXII. 1888.
4. TH. BOVERI, Befruchtung. MERKEL und BONNET's Ergebnisse. I. 1891.
5. —— Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entwmech. II. 1895.
6. —— Zellenstudien. Heft IV. 1901.
7. BRAUN, Trematoden, in BRONN's Klassen und Ordn. des Thierreichs.
8. O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. der SENCKENB. Naturf. Ges. Bd. X. 1876.
9. —— Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
10. CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. Tome XII. XIV. XVI. 1897—1899.

11. E. G. Conklin, The fertilization of the ovum. Biol. Lect. Woods Hall. Boston 1894.
12. —— Protoplasmic movement as a factor in Differentiation. Wood's Hall. Biol. Lect. 1899.
13. F. J. Doflein, Karyokinese des Spermakerns. Arch. für mikr. Anat. Bd. L. 1897.
14. —— Studien zur Naturgeschichte der Protozoen IV. Zur Morphologie und Physiologie der Zelltheilung. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. u. Ontog. Bd. XIV. 1900.
15. G. Eisen, The spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. Morph. Vol. XVII. 1901.
16. R. S. v. Erlanger, Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. für mikr. Anat. Bd. IX. 1897.
17. K. Foot, Preliminary Note on the Maturation and Fertilization of Allolobophora. Journ. Morph. Vol. IX. 1894.
18. —— Yolk-nucleus and Polar Rings. Journ. Morph. Vol. XII. 1896.
19. —— The origin of the cleavage centrosomes. Journ. Morph. Vol. XIII. 1897.
20. K. Foot and E. Strobell, Photographs of the egg of Allolobophora foetida. I. Journ. Morph. Vol. XVI. 1900.
21. P. Francotte, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Mém. cour. de l'Acad. R. de Belgique. Tome LV. 1896—1898.
22. E. Fürst, Über Centrosomen bei Ascaris. Arch. für mikr. Anat. Bd. LII. 1898.
23. B. Griffin, The history of the achromatic structures in the maturation and fertilization of Thalassema. New-York. Acad. Sc. June 1896.
24. V. Häcker, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
25. L. F. Henneguy, Leçons sur la cellule. Paris 1896.
26. K. Herfort, Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. für mikr. Anat. Bd. LIX. 1900.
27. F. Hermann, Chromatoide Körper der Samenzellen. Anat. Anz. Bd. XIV. 1897.
28. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893, 1898.
29. O. und R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XX. 1887.
30. R. Hertwig, Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium. Abh. k. bayr. Akad. Wiss. Bd. XIX. 1898.
31. H. S. Jennings, The early development of Asplanchna. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXX. 1376.
32. A. v. Klinckowström, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. für mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.
33. K. v. Kostanecki und A. Wierzejsky, Über das Verhalten der sogen. achromatischen Substanz im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Arch. für mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

34. R. Leuckart, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1863. Berlin 1865.
35. —— Die Parasiten des Menschen. 1. Aufl. 1876, 2. Aufl. 1886—1901.
36. F. R. Lillie, The organisation of the egg of Unio based on a study of its Maturation, Fertilization and Cleavage. Journ. Morph. Vol. XVII. 1901.
37. v. Linstow, Über den Bau und die Entwicklung des Distomum cylindraceum. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
38. Th. H. Montgomery, A study of the Chromosomes of the Germ cells of Metazoa. Transact. Amer. Philos. Soc. Vol. XX. 1901.
39. G. Platner, Über die Befruchtung von Arion empiricorum. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
40. J. Rückert, Zur Entwicklung des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. VII. 1892.
41. —— Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift für C. v. Kupffer. Jena 1899.
42. v. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1848.
43. A. Spuler, Über die Theilungserscheinungen der Eizellen in degenerirenden Follikeln des Säugerovariums. Merkel und Bonnet's Anat. Hefte. Heft L. 1900.
44. E. Stieda, Über den Bau des Polystomum integerrimum. Reichert und Dubois. Arch. für Physiol. 1870.
45. O. van der Stricht, Les ovocentres et les spermocentres de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verh. anat. Ges. 1897.
46. —— La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de Thysanozoon Brocchi. Arch. de Biol. Tome XV. 1897.
47. Fr. Vejdovsky, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.
48. Vejdovsky und Mrázek, Centrosom und Periplast. Sitz.-Ber. d. k. böhm. Ges. d. Wissens. in Prag. Math.-Naturw. Kl. 1898.
49. W. M. Wheeler, The Maturation, Fecundation and early Cleavage in Myzostoma. Arch. de Biol. Vol. XV. 1897.
50. C. O. Whitman, The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVIII. 1878.
51. R. v. Willemoes-Suhm, Zur Naturgeschichte des Polystoma integerrimum und des P. ocellatum Rud. Diese Zeitschr. Bd. 22. 1872.
52. E. B. Wilson, The cell in Development and Inheritance. 2. Aufl. 1900.
53. E. Zeller, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrimum Rud. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
54. —— Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.
55. H. E. Ziegler, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.
56. —— Experimentelle Studien über die Zelltheilung. Arch. für Entwicklungs-Mech. Bd. VI und VII. 1898.
57. O. L. zur Strassen, Über das Wesen der thierischen Formbildung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat bei SEIBERT, homog. Immers. Apochr. 2 mm entworfen, die Figg. 6, 7, 35—40 mit Compens.-Oc. 12, die Fig. 12*a* mit Compens.-Oc. 18, alle anderen mit Compens.-Oc. 8.

Tafel XXII.

Fig. 1. Spermakern, dessen Karyomeriten auf dem Umfang einer Ellipse angeordnet und durch Plastinzüge mit einander verbunden sind. Der centrale Karyomerit in einem hellen Hofe.

Fig. 2. Noch unveränderte Eizelle im eben abgelegten Ei.

Fig. 3. Eizelle, deren Kern durch Attraktionssphäre mit Centrosom *c* in der Mitte eingebuchtet wird. Nucleolus vergrößert und ellipsoidisch.

Fig. 4. Ei kurz nach Eintritt des Spermatozoon. Kern in zahlreiche Karyomeriten mit ihren dunkleren Höfen zerfallen.

Fig. 5. Dessgleichen. Die Karyomeriten liegen in hellen Höfen. Ein großer heller, ellipsoidischer Raum enthält zwei blasse Körperchen *c*, wohl das getheilte Centrosom.

Fig. 6. Kern einer Dotterzelle.

Fig. 7. Der Spermakern der Fig. 15 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 8. Ei mit Karyomeriten in dunkeln Höfen. Bei *c* Centrosom mit Strahlung. Oben spindelförmiger Samenkern mit dunklem Binnenkörper.

Fig. 9. Ei im Beginn der Chromosomenbildung zur ersten Richtungsspindel. Die Karyomeriten in dunkleren Höfen; darin lange chromatische Fäden.

Fig. 10. Dessgleichen. Die Karyomeriten in hellen Höfen. Bei *ch* chromosomenartige Gebilde.

Fig. 11. Erste Richtungsspindel. Flaschenkürbisform der Eizelle. Unten der Samenkern mit chromatischen Körnern ist aus einem der folgenden Schnitte eingezeichnet.

Fig. 12. Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel mit acht stäbchenförmigen Chromosomen.

Fig. 12*a*. Erstes Richtungskörperchen in Bildung begriffen. Zusammensetzung der Chromosomen aus einzelnen Chromatinkugeln.

Fig. 13. Kern eines frisch abgelegten Eies. Aus dem Nucleolus tritt ein stark gefärbter Körper aus. (Beginn der Karyomeritenbildung.)

Fig. 14. Erste Richtungsspindel.

Fig. 15. Zweite Richtungsspindel. Vier schleifenförmige Chromosomen an jedem Pol. Rechts unten der Samenkern (s. Fig. 7). *Rk*, erstes Richtungskörperchen.

Fig. 16. Frühestes Stadium der Ausbildung von Ei- und Samenkern. Kleine Karyomeriten innerhalb von Plastinzügen.

Fig. 17. Weiteres Stadium dessgleichen. Die Plastinzüge netzartig vereinigt. *ck*, centraler Karyomerit.

Tafel XXIII.

Fig. 18. Weiteres Stadium dessgleichen. Die Karyomeriten angewachsen, innerhalb der hellen Höfe. *ck*, centraler Karyomerit.

Fig. 19. Weiteres Stadium dessgleichen. Karyomeriten des Samenkerns

auf Halbkugelschale um den centralen Karyomerit *ck* angeordnet. *h* ein hoch liegender, *t* ein tief liegender Karyomerit.

Fig. 20. Weiteres Stadium dessgleichen. Karyomeriten sehr groß und weit im Ei zerstreut.

Fig. 21. Erste Furchungsspindel. Ungleiche Größe der Centrosomen und Centriolen.

Fig. 22. Zweizellenstadium, die größere Zelle in Theilung. Ungleiche Größe der beiden Centrosomen. Das eine Centrosom eiförmig.

Fig. 23. Schnitt durch ein Sechszellenstadium. Vier Zellen im Schnitt. In der großen Zelle Spindel mit Tochterplatten und sehr ungleich großen Centrosomen.

Fig. 24. Zelle aus einem 30zelligen Furchungsstadium in Theilung mit den dunklen Kappen an beiden Polen.

Fig. 25. Dreizellenstadium. Die Zellen A_1 und A_2 eben durch Theilung aus einander hervorgegangen. Die Karyomeriten innerhalb der Plastinzüge.

Fig. 26. Samenkern auf einem etwas späteren Stadium als in Fig. 19. Paarweise Anordnung der acht Karyomeriten.

Fig. 27. Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel mit acht schleifenförmigen Chromosomen. Eisenhämatoxylin.

Fig. 28. Furchungszelle aus einem elfzelligen Stadium. Centrosom noch erhalten. Chromosomen in Haufen von Karyomeriten rückgebildet.

Fig. 29. Furchungszelle aus einem zehnzelligen Stadium. Periphere und paarweise Anordnung der kleinen Karyomeriten. *k*, der dritte große Karyomerit angeschnitten.

Fig. 30. Furchungszelle direkt nach der Theilung. Beginn der Chromosomenrückbildung.

Fig. 31. Furchungszelle aus einem siebenzelligen Stadium. Paarweise, periphere Anordnung der kleinen Karyomeriten. Die beiden großen Karyomeriten einander gegenüberliegend.

Fig. 32. Samenkern. Bei *X* Karyomerit in Theilung.

Tafel XXIV.

Fig. 33. Dreizellenstadium mit fast zur Ruhe zurückgekehrten Kernen.

Fig. 34. Zweizellenstadium. In der größeren Zelle Bildung der Chromosomen aus den Karyomeriten. *a*, langer chromatischer Faden in Verbindung mit einem Karyomerit; *b*, U-förmige Schleife dessgleichen.

Fig. 35. Große innere Zelle aus einem bereits weiter differenzirten Embryo. Bildung der Chromosomen.

Fig. 36. Zwei Schwesterzellen aus einem zwölfzelligen Furchungsstadium. Die Karyomeriten mit ihren Höfen einen großen Theil der Zelle einnehmend.

Fig. 37. Furchungszelle aus einem zwölfzelligen Stadium. Wenige Karyomeriten in den verschmolzenen Höfen, die einen polymorphen Kern darstellen. Die Höfe mit gröberer Struktur als das Plasma.

Fig. 38. Zelle aus einem ca. 50zelligen Embryo. Schnittrichtung senkrecht zur Spindelachse. Beginn der Chromosomenbildung. *k*, blasse Kugel, vielleicht der Rest des dritten Nucleolus; *e*, strahlige Anordnung der dunklen Substanz.

Fig. 39. Dessgleichen in der Richtung der Spindelachse geschnitten. *k*, blasse Halbkugel, vielleicht der Rest des dritten Nucleolus; *ch*, in Ausbildung begriffene Chromosomen. Ungleiche Größe der Centrosomen.

Fig. 40. Kleine Furchungszelle mit Ruhekern.

Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese.

Von

S. Prowazek.

Mit Tafel XXV und einer Figur im Text.

Da die Spermatogenese des Flusskrebses in der letzten Zeit unter Anwendung der neueren, vervollkommneten Untersuchungsmethoden nicht mehr Gegenstand einer eingehenden Bearbeitung war, so sollte auch sie in meinem ursprünglichen Plan einer systematischen Untersuchung der Spermatogenese der Hauptformen der wirbellosen Thiere aufgenommen werden; leider wurde ich durch die Übernahme anderer Arbeiten in der Ausführung dieses Planes gestört, und da sich in der Folgezeit kaum die Gelegenheit darbieten wird, an die Lösung der gestellten Aufgabe heranzutreten, so soll hier nur die Reifungserscheinung der Krebsspermatogenese, die ganz untersucht wurde, zur Darstellung gelangen.

I. Litteraturübersicht.

Die Spermatogenese des Flusskrebses erfuhr zuerst von Grobben (1878)[1] eine sehr ausführliche und genaue Bearbeitung, wobei auch die ältere, vielfach zerstreute Litteratur über diesen Gegenstand sorgfältig zusammengestellt und besprochen wurde. Im Sinne unseres Themas interessirt uns zunächst die Angabe dieses Autors, dass neben den einzelnen Kernen der Spermatoblasten, die einen Kernkörper von bedeutender Größe und kugeliger oder sphärischer Gestalt führen, noch ein kleiner halbkugeliger Körper von mattem Glanze vorkommt, der bei Essigsäurezusatz zunächst gerinnt; ein analoger Körper, der vermuthlich einem Idiozom vornehmlich mit den Mitochondrien ent-

[1] C. Grobben, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane etc. Arb. aus dem zool. Inst. der Univ. Wien. Bd. I. 1878.

spricht, kommt nach Grobben auch beim *Eupagurus Prideauxii* und *Eriphia spinifrons* vor. —

Nächst Grobben beschäftigten sich die späteren Autoren in erster Linie mit der Umbildung der Spermatide in die fertige Spermie oder das Spermatozoon, so dass wir hier ihre Angaben übergehen können.

Nur M. Nussbaum[1] (1884) beschreibt in der Folgezeit in den Spermatogonien des Flusskrebses einen excentrischen, neben dem Kern gelegenen färbbaren Körper, der wohl dem Körper der Beschreibung Grobben's entspricht, und der bei der Ausbildung der Kernspindel verschwindet. Nussbaum schildert auch genauer die Theilung der Spermatogonien, die aber nach der Zeichnung zu schließen, eher schon Spermatocyten sein dürften.

Sabatier[2] untersuchte 1885 die Spermatogenese von *Astacus*, *Carcinus*, *Crangon*, *Pagurus*, *Scyllarus* und glaubt gefunden zu haben, dass aus den »Spermatogonien«, den Wandzellen des Hodenschlauches durch direkte Zelltheilung die sogen. Protospermatoblasten entstehen; auch Rath[3] beschäftigte sich mit dem Theilungsproblem an unserem Objekt und suchte daran die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung zu ermitteln (1891). 1892 machte la Valette St. George[4] die Angabe, dass das Cytoplasma der ruhenden Spermatogonien feinkörnig ist, während das Caryoplasma körnig erscheint und in der Folgezeit rasch wächst (0,043 mm Längendurchmesser gegen 0,026 mm, und 0,038 mm Breitedurchmesser gegen 0,02 mm). Auch beschreibt der genannte Autor die sogen. Follikelkerne und die mitotischen Figuren der Bildungszellen; neben diesen findet man ihm zufolge in den Hodenabschnitten auch kleinere und größere Eier, die einen feinkörnigen Dotter, welcher das Keimbläschen in dichterer Anordnung umlagert, besitzen und außerdem durch die Osmiumsäure sich stark schwarz färbende Kügelchen enthalten. »Offenbar sind jene Eier aus Spermatogonien hervorgegangen«, welche ihrem ursprünglichen Berufe untreu geworden sind. Von den Spermatogonien des Junihodens bemerkt er, dass die Karyomikrosomen chromatophiler, dicker werden,

[1] M. Nussbaum, Über Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIII. p. 202. 1884.

[2] A. Sabatier, Sur la spermatogénèse des Crustacées décapodes. Compt. rend. des s. de l'acad. d. sc. Tome C. p. 391. 1885. Nach Neapler Jahresber.

[3] O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zool. Anz. XIV. Jahrg. 1891.

[4] La Valette St. George, Über die Zwitterbildung beim Flusskrebs. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.

häufig ein oder mehrere unregelmäßig geformte Körner hervortreten lassen, die sodann mit den übrigen durch feine Fäden netzartig verbunden sind.

Gelegentlich gedenkt auch BENDA[1] der Mitochondrien als einer kleinen Anhäufung von Körnern um das Archiplasma in einem nicht funktionirenden Hoden des Flusskrebses; bei der Centralkörpertheilung bleiben sie von den Centrosomen durch die Archoplasmasubstanz getrennt und umgeben auf der Metakinese reichlicher die Seiten der Theilungsfigur.

II. Untersuchung.

Anfangs Juli findet man in den einzelnen Hodenabtheilungen des Flusskrebses (*Astacus fluviatilis* Rond.) neben den schon mehrfach beschriebenen chromatinreichen und mannigfach gestalteten Nährzellen bezw. ihren Kernen, die sich sicherlich zum großen Theil auf amitotischem Wege (Fig. 1) vermehren, zunächst noch einzelne Ursamenzellen, deren Kern fast in allen beobachteten Fällen auf ein und demselben Stadium vor der eigentlichen Spindelbildung steht. Die einzelnen Kernschleifen sind zwar recht groß, jedoch ziemlich dünn, sowie **U**-förmig gekrümmt und mit ihren freien Enden in einer sehr charakteristischen Weise gegen die Kernmembran gerichtet. Das Plasma ist sehr dicht strukturirt und besitzt fast ein körniges Aussehen; meist seitwärts vom Kern, der Peripherie etwas genähert, bemerkt man Anhäufungen von auf diesem Stadium schon zerstreuten Mitochondrien, die oft recht dicht sind, so dass man gar nicht im Stande ist, die ihnen zu Grunde liegende Struktur wahrzunehmen (Fig. 2). Seitlich ruht das bekannte, später schwindende Idiozom.

Neben diesen Samenmutterzellen bemerkt man in einzelnen selteneren Fällen große Eizellen, die vermuthlich mit den Samenmutterzellen gleichzeitig aus den Ursamenzellen hervorgegangen sind (Fig. 4). Um den großen Kern dieser Zellen ruhen im Plasma in einer dichteren Zone von Protoplasmagranulationen unregelmäßig zerstreut dunkle, dichtere Substanzinseln mit noch dunkleren Granulationen — peripher findet man sodann meistentheils noch eine analoge, allerdings viel schwächer entwickelte Zone. Die Substanzinseln unterliegen oft einer Art von Vacuolisationsvorgang (der wie bei den Drüsengranulationen und Nucleolen vom Centrum aus erfolgt), worauf die

[1] BENDA, Vortrag: Weitere Mittheilungen über die Mitochondrien. VII. Sitzung am 10. Februar 1899. Verhandl. der Berliner physiol. Gesellschaft.

innere Körnelung peripher gedrängt wird und hier eine bestimmtere HE-Schwärzung hervorruft; indem nun mehrere derart veränderte Substanzinseln agglutiniren, entstehen oft Nebenkern-artige Gebilde mit dunkler Wabenstruktur. — Die hier besprochenen Granulationen entsprechen wohl den Mitochondrien der primären Ursamenzellen, während die Substanzinseln mit ihrem weiter in eigener Weise veränderten Gerüstplasma, das die Mitochondrien führt, zu vergleichen sind (Fig. 4).

Anfangs Juli findet man zumeist nur erste und zweite Spermatocyten sammt den zugehörigen Kerntheilungsstadien, wogegen die meisten Ursamenzellen sich nicht mehr weiter entwickeln, sondern degeneriren. Dieser Degenerationsvorgang nimmt nun folgenden Verlauf:

1) Zuerst treten in der Nähe der deutlicher ausgebildeten und selbst bei der ziemlich weitgehenden Degeneration noch persistirenden Zellmembran Vacuolen- und Lacunensysteme von diesen auf (Fig. 3).

2) Das Protoplasma zerfällt meistens in einzelne Portionen und wird sodann dicht körnig.

3) Das Chromatin des Kernes ballt sich entweder zusammen und zerfällt dann zu einzelnen dunklen Kugeln unter dem Bilde der Karyorrhexis, die von zahlreichen Degenerationen und carcinomatösen Entartungen bekannt ist, oder bildet in einigen selteneren Fällen eine Art von dunkler Gitterkugel, auch treten dabei noch feinere mit HE sich schwärzende Körnchen auf.

4) Die interessantesten Veränderungen erleiden zweifelsohne die Mitochondrien, die entweder in einigen selteneren Fällen in der Zelle weithin vertheilt werden oder sammt ihrem Mitochondriengerüstplasma, das den sogen. Mitochondrienkörper bildet, direkt auf folgende Weise degeneriren: Zunächst wird die ihnen specifische Gerüstsubstanz auf einzelnen Stadien ungemein deutlich, — und bildet sodann ein korbartiges Flechtwerk, an dessen Knotenpunkten die nun zusehends dunkler sich tingirenden Mitochondrien ansitzen (Fig. 3, 7, 8, 9). Ist der Mitochondrienkörper kugelförmig gestaltet, so kommen in Folge der vielfachen Durchschneidungen des Gerüstes zierliche Figuren zu Stande (Fig. 7), die der Zeichnung mancher Uhrgehäuse ähnlich sind, und auch manchen organischen Gebilden z. B. Zähnen, Borsten etc. im Querschnittsbilde zukommen. Später wird durch die Resorption der einzelnen Querverbindungen das Gerüstwerk weitmaschiger und schwärzt sich mit HE unter dem Einfluss der sich nun auch verändernden Mitochondrien (Fig. 9), ja auf einzelnen seltener wahrnehm-

baren Degenerationsstufen agglutiniren die Mitochondrien so dicht zusammen, dass sie einzelne schwarze, verschieden geschlungene Fäden bilden, die aus dem runden oder kappenförmigen Mitochondrienkörper in der Weise entstanden sind, dass in ihm die Querverbindungen vernichtet wurden, er selbst zunächst einen schalen- oder wirbelartigen Aufbau gewann (Fig. 10), worauf durch dessen successive Auflösung die besprochenen Mitochondrienfäden zu Stande kamen (Fig. 11).

Eine Agglutination von Granulationen zu Fadengebilden beobachtete ich auch einmal in einer am Objektträger unter dem Deckglase zu Grunde gehenden Chromatophorenzelle der *Eledone moschata.* — Von diesen hier besprochenen Degenerationsstadien nimmt die Zelldegeneration einen etwas unregelmäßigen und verschieden gearteten Verlauf an. Der gesammte Zellinhalt coagulirt schließlich zu einem undeutlichen Ballenkörper, von dem sich oft recht lange die Zellmembran abhebt und der sich nur von der Peripherie aus etwas dunkler färbt.

Zellen, die schon auf dem Spindelstadium standen, degenerirten in ähnlicher Weise, nur dass die Spindelfasern auffallend lange erhalten waren, wogegen das übrige Plasma schon eine dichte, undeutlich körnige Beschaffenheit annahm (Fig. 5, 6). In den degenerirenden Ursamenzellen bildeten die sich verkürzenden, stellenweise angeschwollenen Kernschleifen merkwürdigerweise zuweilen derartige Schlingen und Ringe, die von dem heterotypischen Theilungsmodus her bekannt sind. Auch bei den seltener degenerirenden Spermatocyten bleiben die Spindelfasern in auffallender Weise lange Zeit unversehrt (Fig. 6), eine Erscheinung, die für eine bestimmt geartete, solidere thatsächliche Fadennatur der »Spindelfasern« spricht. In diesem Sinne sind auch die folgenden Beobachtungen zum Theile zu deuten:

I) Bei der Befruchtung des Seeigeleies und verschiedener anderer Objekte werden die Strahlen in Folge ihrer beständigeren Natur bei der Wanderung des Spermacentrums wirbelartig umgebogen (vgl. Zoolog. Anz. Bd. XXIII, 618, Versuche mit Seeigeleiern).

II) Analoge weitgehende Umbiegungen und Knickungen der Strahlen können auch künstlich im Seeigelei durch behutsam aufgelegte Baumwollfäden und hernach erfolgende Pressung erzielt werden.

III) Nach der erfolgten Theilung bleiben sowohl die Pol- oder Radiärfasern, als auch die Centralfasern noch für eine Zeit laug erhalten, die letzteren persistiren sogar längere Zeit in der

Gegend der sogen. Spindelplatte oder des Spindelschnürringes, die ersteren werden zuweilen aber in der Gegend des Centrosoms gelöst, etwas gebogen und liegen sodann als solidere Elemente seitlich von den zusammengerafften Centralfasern (Fig. 35). —

Die aus der Theilung der Samenmutterzellen hervorgegangenen Zellen verharren zunächst eine Zeit lang in Ruhe; ihr Protoplasma ist weitmaschig licht, der Kern später ziemlich groß (Fig. 12, 13), nächst diesem fällt zuerst seitlich ein Gebilde — der Mitochondrienkörper auf, an dessen Aufbau sich folgende Bestandtheile betheiligen:

1) ein dichtes undeutliches, specifisch geartetes Gerüstplasma; 2) die in diesen Zellen anscheinend etwas veränderten Mitochondrien, die feiner, rundlicher sind und mit HE einen zarten bläulichen Farbenton annehmen; 3) dazwischen ist ein Hygroplasma, das sich stellenweise zu einzelnen Lacunen sammelt, aus denen schließlich unter Umständen ganze Kanäle hervorgehen können (Fig. 15).

Das Aussehen des Mitochondrienkörpers ist sehr mannigfaltig, entweder bildet er eine nebenkernartige Kugel, in der die Mitochondrien bisweilen wirbel- oder schalenartig angeordnet sind — oder er hat die Gestalt einer Calotte, die sich zu beiden Seiten des Kernes noch weiter ausdehnen kann, so dass zuweilen dieses Gebilde, das in sich sodann einen langen Kanal birgt, fast den ganzen Kern sichelförmig umgreift (Fig. 15 *c*, *e*); in einzelnen Fällen fragmentirt auch noch diese Mitochondriensichel. Ab und zu trifft man in den besprochenen Zellen noch in der Nähe des Mitochondrienkörpers ein dunkles sphärisches Gebilde, das man mit dem Idiozom vergleichen könnte. Das Centrosoma ist auf diesem Stadium nur selten mit Sicherheit aufzufinden, da die Mitochondrien meist die Klarheit des mikroskopischen Bildes stören (Fig. 15 *b*, *e*).

Vor der ersten Reifungstheilung spielen sich im Kern folgende Vorgänge ab:

1) Die mit HE sich schwärzende chromatische Substanz ist anfänglich unregelmäßig vertheilt und sammelt sich meist an zwei Stellen zu nicht scharf umschriebenen, nucleolenartigen Körpern an (Fig. 12).

2) Sodann erfährt sie eine weitgehende feine, fast »staub«-artige Vertheilung; der Kern erscheint durch diesen Vertheilungsvorgang sehr dunkel (Fig. 17, 18).

3) Bald treten die Körnchen zu einzelnen nach der einen Dimension stärker entwickelten Gruppen zusammen (Fig. 18, 19, 20).

4) Es bilden sich durch eine weitere, analog geartete Verdichtung meist S-förmig gekrümmte, manchmal terminal spitz auslaufende Kernstäbchen aus, deren Oberfläche zuerst gezackt und uneben ist (Fig. 19, 20).

5) Später verdichten sie sich, werden breiter und gerader; an einzelnen seltenen Stellen kann man eine Andeutung einer Längsspaltung wahrnehmen (Fig. 21, 22).

6) Die Verdichtung schreitet beständig vor; die Zahl der Elemente ist sehr groß, sie dürfte nach den verschiedenen Zählungen auf diesem Stadium 58 (Doppelelemente) betragen, doch ist man nicht in der Lage, sie mit völliger Sicherheit angeben zu können.

Auf diese Weise wird die Relation zwischen der Zahl und der Masse der chromatischen Kernsubstanz in so fern geändert als zwar die erstere Größe konstant (Doppelelemente) bleibt, die Masse selbst aber auf ein geringeres Volumen zusammengedrängt wird.

Nach der maximalen Verdichtung kommt nun die Längsspaltung, sowie die Querfurche des ursprünglichen Doppelelementes besser zum Ausdruck, und man erhält auf diese Weise recht deutliche Bilder von Vierergruppen (Fig. 22—26), die anfangs noch durch starrere Kernfäden zusammenhängen (Fig. 23). Vor der eigentlichen Spindelbildung lockert sich der Mitochondrienkörper auf und es kommen so lockere Mitochondrienfäden mit den diesbezüglichen angelagerten Granulationen um den Kern herum zum Vorschein.

Wegen der großen Zahl der Kernelemente ist nach der Auflösung der Kernmembran die Entwicklung der Centralspindel nicht deutlich zu verfolgen, die übrigen Stadien der Spindelbildung, auf denen die Natur der Vierergruppen oft überraschend deutlich ist, bieten aber nichts Merkwürdiges, von dem gewöhnlichen Theilungsmodus Abweichendes dar. Die erste Spermatocytenspindel besitzt eine fast sphärische Form, ihre »Zug«fasern sind sehr deutlich und scheinen besonders gegen die Chromosomen zu sich gleichsam in mehrere Fibrillen strahlenartig auszubreiten. Auf einigen Zwischenstadien sind sie gegen die Chromosomen zu mit HE leicht bläulich gefärbt, wogegen sie gegen das Centrosom hin ein fast homogenes Aussehen gewinnen.

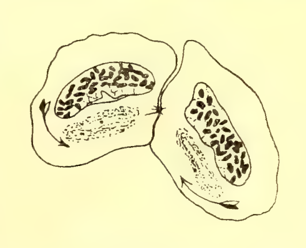
Am stärksten und am dichtesten sind die Radiärstrahlen auf dem Stadium der ersten Trennung der äquatorialen Doppelchromosomen ausgebildet, wogegen die Centralspindel auffallender Weise sehr undeutlich ist (Fig. 30), aber schon auf dem Stadium der Fig. 31 an Deutlichkeit gewinnt. Hier kann man gerade an den

Centralspindelfasern in der Region der künftigen trennenden Zellmembran vielfach folgende interessante Erscheinung wahrnehmen: Die Fasern sind in dieser Gegend leicht nach außen gewellt und agglutiniren mit der Zellmembran (Fig. 31, 32), die sie oft geradezu an sich zieht. Die beiden Faserarten stehen in einem correlativen Verhältnis zu einander.

Es giebt verschiedene Stadien im Zellplasma, auf denen verschiedene aktive als auch passive Gebilde agglutiniren, — Erscheinungen, die man aber eben wegen ihrer Heterogenität wohl aus einander halten muss. Solcher Stadien wurde auch schon oben bei Gelegenheit der Mitochondrienbesprechung gedacht. Auch die Entstehung der Vierergruppen mag auf derartige Momente zurückgeführt werden. Stolc giebt bezüglich der *Pelomyxa* gleichfalls an, dass die Aushungerung ihres Protoplasmas zur Agglutination der Kerne und Glanzkörperchen führt; beim Absterben der Chromatophoren der *Eledone* wurden schon früher ähnliche Fälle erwähnt. In $\frac{1}{2}$—1%igen Ätherlösungen agglutiniren vielfach die Zellkerne der *Bryopsis plumosa.* — Sobald die Anfangs ungemein dicht in der Form von zwei Kernplatten centrosomwärts wandernden Chromosomen sich etwas aufgelockert haben und die terminale Strahlung undeutlicher geworden ist, lösen sich die Fasern der Centralspindel, die möglicherweise im Zusammenhang mit den Zugfasern von dieser etwas Substanz übernommen haben, von ihren beiderseitigen centrosomalen Insertionsstellen ab und auf den Gegenseiten der beiden etwas sichelförmigen Tochterplatten kommt nun ein heller Hof, der vermuthlich vom Kernsaft gebildet ist, zum Vorschein (Fig. 32). Eine Kernmembran bildet sich erst später aus. Die beiden Tochterkerne sind Anfangs vollkommen platt (Fig. 31—33), die Chromosomen sind mehr gegen die Centrosomen gehäuft, wogegen an den Gegenseiten Stellen reichlicherer Kernsaftansammlungen, die nur von wenigen Fäden achromatischer Substanz überquert werden, konstatirt wurden. Auf späteren Stadien der Ausbildung der neuen Kerne umgreifen diese wie ein eingedrückter Gummiball das Centrosom, indem sie durch die stetig vordringende Zellmembran als durch eine vis a tergo gegen das seine centrirende Thätigkeit in der Zelle noch nicht recht aufgebende Centrosom gedrängt werden (Fig. 32); später wird aber diese Delle durch den in reichlicherer Weise abgeschiedenen Kernsaft ausgeglichen. Inzwischen werden die übrigen Strukturen fibrillärer Natur mit Ausnahme des äquatorialen Theiles der Centralspindel zusehends undeutlicher, obzwar vielfach noch neben dem Spindel-

schnürring einzelne starre Radiärfasern (Fig. 35), die durch die Abrundung des Tochterantheiles der Zelle geknickt und verlagert wurden, längere Zeit erhalten bleiben. Mit der vordringenden Membranausbildung nimmt im Äquator eine Oberflächenspannungszunahme zu, während von den Polen eine Art von Ausbreitung erfolgt. Die Substanz der Centralspindel strömt oder verdichtet sich auch mehr im Äquator, wo sie der Zellmembran anliegt, und hier bildet sich zunächst eine leichte, nachdunkelnde Stelle an jeder Faser aus, die sich später distinkter schwärzt (Fig. 36 *a—c*), und beim stetigen Vordringen der Membran mit ihren Nachbarpunkten zu einem Ringkörper zusammengerafft wird, von dem schließlich nur einzelne Fasern ausgehen, die auch zu einem Stäbchen agglutiniren (Fig. 36 *c*). Vielfach kam es mir vor, als ob dieser schwarze Zwischenkörper später ausgestoßen und der Zellmembran außen anhaften würde.

Bei den meisten Theilungen scheint eine theilweise innere Umordnung des centrirenden Poles in der Zelle zu erfolgen, wenigstens konnten derartige Vorgänge früher bei der Spermatogenese der Weinbergschnecke erschlossen werden; einmal wurde auch vital eine Zelltheilung in einem Salamanderepithel verfolgt, und auch hier erfolgte, wie man aus der Vertheilung des Pigmentes erschließen muss, eine Wanderung des centrirenden Theilungspunktes um etwa 30° gegen die freie Epithelfläche. Wanderungen der Centrosomen wurden bei der Entwicklung verschiedener Thiere von JENNINGS, CONKLIN, ZUR STRASSEN, bei der Epitheltheilung von ZIMMERMANN, CUENOT, COHN, LENHOSSÉK, HEIDENHAIN, BALLOWITZ etc. beobachtet. In den Epithelien des Rectumcarcinoms steht oft die Spindel senkrecht, statt eine horizontale Lagerung einzunehmen, doch erfolgt nachträglich eine Wanderung und Verschiebung, da derart, wie AMANN jun. angiebt, keinenfalls mehrschichtige Epithelien entstehen. Kernrotationen giebt für die Spermatocytentheilungen des Salamanders MEWES an und



bei *Crepidula* wandert nach CONKLIN sogar das periphere Protoplasma des Eies. Beim *Astacus* kann man derartige Drehungen sowohl aus der oft schiefen Lagerung des agglutinirten Centralspindelrestes, der durch den Zwischenkörper fixirt ist, als auch aus Bildern, von denen eines in der Textfigur zur Darstellung gelangte, erschließen.

Manchmal erfolgt diese eine Art von Drehung etwas frühzeitig, wodurch die Centralspindel gleichsam tordirt wird (Fig. 34).

Die aus der ersten Spermatocytentheilung hervorgegangenen Kerne haben sich inzwischen abgerundet, ohne aber ein vollständiges Ruhestadium anzutreten, obzwar sich das Chromatin an der Peripherie der früher kompakten Theilchen etwas aufgelockert hat (Fig. 38). Dieses Stadium löst dann die zweite Spermatocytenspindel ab, in der offenbar eine Quertheilung der Chromosomdoppelelemente erfolgt; sie hat keine derart tonnenförmige Gestalt (Fig. 39), wie die erste Spermatocytenspindel. Um das Centrosom treten Körnchenanhäufungen auf, — die erste Anlage des Idiozoms (später Urne).

Bei unserer Betrachtung wurden bis jetzt die Mitochondrien und ihre weiteren Schicksale nicht berücksichtigt: — Sie zerstreuten sich zunächst auf den Mitochondrienfäden um die Spindel herum und nahmen gegen das Centrosom zuerst eine hofartige (Fig. 16), sodann aber eine immer mehr centrirte Anordnung (Fig. 29) ein, und wurden durch die erfolgende Zellleibeinschnürung auf die beiden Tochterzellen derart vertheilt, dass zwar ein Theil oben, ein anderer Theil aber unterhalb des Kernes zu liegen kam (Fig. 31—37), worauf sie sich successive entweder frühzeitig zu einem dem früheren analogen, mit einer centralen hellen Stelle versehenen Mitochondrienkörper zusammenballten (Fig. 37) oder um den Kern herum eine mehr sphärische Anordnung annahmen. Im Übrigen sei rücksichtlich der Details der Vertheilung der Mitochondrienkörner auf die Figuren selbst verwiesen. — Machen wir den Versuch, einen Vergleich in Bezug auf das Verhalten dieser Granulationen während der Zelltheilung mit der Anordnung bekannter vielfach schon studirter Granulationseinschlüsse anzustellen, so werden wir zunächst auf das Verhalten der Pigmentkörnchen während der Mitose durch die Natur der Sachlage gleichsam von selbst aufmerksam gemacht; in diesem letzteren Sinne können wir uns völlig von den Angaben ZIMMERMANN's leiten lassen; die Pigmentkörnchen sammeln sich zuerst an der Zellperipherie an, sobald sich aber die Tochtersterne ausbilden, werden die Polfelder völlig frei von Pigment und die ganze Pigmentmasse sammelt sich im Äquator an, um hier genau halbirt zu werden. Schon diese Angabe und ein Blick auf die zu dieser Arbeit zugehörige Tafel belehren uns, dass die Mitochondrien sich von den Pigmentkörnchen in manchem Punkte während der Karyokinese der Zelle unterscheiden. Sie liegen zwar auch während der Mitose außerhalb der Spindel- und Polfasern, rücken jedoch mehr gegen die Pole vor und werden nur durch einen schmalen Grenzbezirk von den Centrosomen abgehalten. Die Mitochondrien sind rücksichtlich ihres Verhaltens eher den Körn-

chen, die A. Fischel in Echinodermeneiern durch Vitalfärbungen mit dem Neutralroth während der Furchung zur Darstellung gebracht hat, ähnlich; sie sind nämlich Granulationen, die in Bezug auf ihre Vitalität eine höhere Dignitätsstufe als die fertigen Pigmentkörnchen einnehmen, die einfach in den sich verbreiternden Plasmamaschen und -Waben ruhen und in der Richtung des geringsten Druckes ausweichen, während die Mitochondrien mehr oder weniger zu Fäden aggregirt sind und die Chondromiten bilden, sowie zu den sich auf die Tochterzellen vertheilenden festen Plasmabestandtheilen eine größere Affinität besitzen.

Aus allen bis jetzt gelieferten Untersuchungen geht hervor, dass die Mitochondrien den Cytomikrosomen von la Valette St. George entsprechen und, durch eine agglutinirende Wirkung, die entweder von ihnen oder von dem umgebenden Protoplasma ausgeht, sich vielfach zu dem sogen. Nebenkern zusammenballen; in der Folgezeit geben sie Anlass zur Ausbildung von intracellularen Fadenstrukturen, die bei der fertigen Spermie oft mächtig in die Länge wachsen und die Umhüllung des Schwanzfadens darstellen. Auf Grund dieser ihrer fadenbildenden Eigenschaft könnte man sie mit jenen Granulationen vergleichen, die durch ihre Aggregirung Bindegewebsfibrillen (Flemming) oder Muskelfibrillen (Godlewski) aus sich hervorgehen lassen. Beim *Astacus* häufen sie sich nur in der Art eines Flechtwerkes um die Urne (Idiozom) an, und umgeben auch den überaus platten dunklen, durchlochten Kern.

Manchmal findet man in den einzelnen Hodenfollikeln unter der großen Menge von gewöhnlichen Spermatocyten große verhältnismäßig protoplasmaarme Zellen mit sehr viel Chromosomen, deren Zahl sicherlich die Normalzahl übersteigt (Fig. 14), ihr ferneres Schicksal blieb mir unbekannt, — sie mögen hier als Riesenspermatocyten ihre ganz besondere Erwähnung finden.

Frankfurt a. M., November 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Direkte Theilung eines Kernes der Cysten- oder Nährzelle.
Fig. 2. Ursamenmutterzelle vor der Theilung. Idiozom und Mitochondrien.
Fig. 3. Dasselbe; Beginn der Degeneration.

Fig. 4 *a*. Eine Eizelle aus einem Hodenfollikel.

Fig. 4 *b*. Die eigenartige Umformung der Einschlüsse in der Nähe des Kernes.

Fig. 5. Degeneration einer sich theilenden Samenmutterzelle (heterotypische Bilder).

Fig. 6. Dasselbe. Spermatocyte.

Fig. 7 u. 8. Beginn der Degeneration des Mitochondrienkörpers.

Fig. 9—11. Ältere Degenerationsstadien.

Fig. 12 u. 13. Samenmutterzelle vor der Vierergruppenbildung.

Fig. 14. Spermatocyte einer Riesenspermie.

Fig. 15. Verschiedene Formen der Ausbildung des Mitochondrienkörpers.

Fig. 16. Anordnung der Mitochondrien bei der Spindelbildung. Polansicht. Anfangsstadium.

Fig. 17 u. 18. Zerstreuung des Chromatins vor der Vierergruppenbildung.

Fig. 19 u. 20. Doppelchromosomenbildung.

Fig. 21—26. Vierergruppen. Fig. 22. Kern oben (untere Calotte) abgeschnitten.

Fig. 27—33. Erste Spermatocytentheilung.

Fig. 34. Frühzeitige Drehung der Spindel. Torsion der Centralspindel.

Fig. 35. Resultat dieser Theilung. Neben der zusammengerafften Centralspindel noch erhaltene Radiärfasern.

Fig. 36 *a*, *b*, *c*. Ausbildung des Spindelschnürringes.

Fig. 37 u. 38. »Ruhestadium« zwischen der ersten und zweiten Spermatocytentheilung.

Fig. 39. Zweite Spermatocytenspindel.

Sämmtliche Figuren sind mit Leiz M, Oc. 4, Öl-Immers. 1/12, Tubuslänge 17 gezeichnet.

Das Gehörorgan der sogenannten Tanzmaus.

Von

Dr. med. **K. Kishi**
in Formosa.

(Aus dem anatomischen Institut zu Halle a./S.)

Mit Tafel XXVI.

Die »Tanzmaus« hat diesen Namen, den sie in ihrer Heimat nicht führt, in Europa aus dem Grunde erhalten, weil die Kreisbewegung, die sie macht, dem europäischen Tanze ähnlich ist. Manchmal nennt man sie auch japanische oder chinesische Tanzmaus; ursprünglich muss aber China ihre Heimat sein, weil sie in Japan hauptsächlich »*Nankin nesumi*« d. h. die Maus aus Nanking genannt wird. Wann dieses Thierchen von China nach Japan gelangt ist, werde ich bei späterer Gelegenheit untersuchen. Es gab in Japan ursprünglich zwei verschiedene Arten von Mäusen, graue und weiße, desshalb musste man, um unsere Tanzmaus davon zu unterscheiden, den Namen ihrer Heimatstadt gebrauchen. In Japan lebt das Thierchen gerade wie in Europa als Hausthier, nur in einem kleinen Käfig, aber das Interesse, das man dort an dieser niedlichen Maus nimmt, äußert sich in ganz anderer Weise wie in Europa. Hier interessirt man sich nur für ihre Kreisbewegung, der sie den Beinamen »Tanzmaus« verdankt. Aus diesem Grunde verschafft man ihr in Europa in ihrem Käfig möglichst viel Platz, damit sie bequem tanzen kann. Nun ist zwar auch in Japan ihre Kreisbewegung schon lange bekannt, doch übte dies keinen Einfluss auf unser Interesse für dieses Thierchen aus, weil die Tanzweise der Menschen bei uns ganz anders ist, als in Europa. Was uns in Japan Interesse für dieses Thierchen eingeflößt hat, sind seine Niedlichkeit, Kunstfertigkeit und Emsigkeit, und man nimmt es desswegen gern zum Spielzeug für die Kinder. Zu diesem Zwecke macht man einen kleinen Käfig,

der gewöhnlich 15 cm lang und breit ist, manchmal noch etwas breitere Holzkästchen, deren eine Wand von einem Drahtnetz gebildet wird. In dieses Kästchen baut man gewöhnlich einen Thurm, einen Tunnel, eine Brücke und ein Rad. Das Rad ist ziemlich breit, in Form einer Trommel angefertigt, und an den Seitenflächen mit einigen Löchern versehen, durch die das Thier hinein- und herausschlüpfen kann. An der Innenseite laufend bewegt die Maus das Rad oft stundenlang, besonders gern am Abend. Außerdem befinden sich in dem Kästchen noch verschiedene Apparate, die durch die Drehung des Rades in Bewegung versetzt werden können. So bleibt also in diesem Kästchen kaum Platz übrig, dass das Thierchen sich frei bewegen kann, und desshalb hat man nicht oft und leicht Gelegenheit zu bemerken, dass das Thierchen, sei es freiwillig oder unfreiwillig, Kreisbewegungen ausführt. Das ist ein Grund dafür, dass dieses interessante Thierchen in seiner Heimat in dieser Hinsicht noch von Niemandem beobachtet worden ist.

In Europa aber hat dieses Thierchen mehrfach die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Zuerst veröffentlichte Rawitz (1) seine Untersuchungen, dann folgten die physiologischen Untersuchungen von Cyon (2), sowie von Alexander und Kreidl (3) und zuletzt, während der Abfassung dieser Arbeit machte Panse (4) kurze Mittheilungen über seine bezüglichen anatomischen Forschungen. Aber anstatt meine Arbeit überflüssig zu machen, gaben die Mittheilungen dieser Autoren vielmehr Veranlassung, ihre Beobachtungen einer Prüfung zu unterwerfen, weil ihre Befunde immer weiter von einander abwichen.

Obschon meine Beobachtungen über die sogen. Tanzmäuse nach drei Richtungen hin, nämlich auf die anatomische, biologische und physiologische Untersuchung sich erstrecken, kann ich doch hier zunächst nur über die erste Genaueres mittheilen; auf die anderen beiden aber gehe ich nur mit einigen Bemerkungen ein, indem ich dabei bestätige, was man hinsichtlich derselben schon beobachtet hat.

Das Material für diese Untersuchungen habe ich aus drei verschiedenen Thierhandlungen bezogen; von Dresden erhielt ich 18, von Berlin 6 und aus einer anderen Handlung zu Dresden 10, im Ganzen 15 erwachsene und 19 junge Thiere. Außerdem gebrauchte ich noch 10 gewöhnliche Graumäuse, um die Befunde zu vergleichen. Nachdem ich an allen Thieren zunächst die biologischen und physiologischen Beobachtungen gemacht hatte, gebrauchte ich sie zu den anatomischen Untersuchungen.

I. Die anatomischen Untersuchungen.

Um ein möglichst genaues Bild von der Anatomie des Gehörorgans der Tanzmaus geben zu können, halte ich es für zweckmäßig, die Beschreibung der Befunde nach den Funktionen des Organs in drei Abtheilungen zu zerlegen, nämlich mit Bezug auf den Schallperceptions-, den statischen und den Schallleitungsapparat.

1. Der Schallperceptionsapparat.

A. Die mikroskopische Untersuchungsmethode.

Die Materialien, die ich von frisch durch Verblutung getödteten, nicht narkotisirten Thieren gewann, legte ich in zwei verschiedene Fixirungsflüssigkeiten.

1) In Formolosmiumlösung. 4%ige Formolwasserlösung 100,0 und 1%ige Osmiumwasserlösung 10,0. In dieser Lösung ließ ich das Material 24—48 Stunden liegen.

2) In Formolwasserlösung. Zuerst legte ich das Material in 1%ige Lösung, machte dann je nach 24 Stunden die Lösung immer 1% stärker, bis sie am vierten Tage 4%ig war. Von diesen Fixirungsflüssigkeiten brachte ich das Material, ohne es mit Wasser auszuwaschen, direkt in 70%igen Alkohol, und je nach zwei Tagen in 96%igen Alkohol, absoluten Alkohol, Alkoholäther, und legte es eine Woche lang in dünnes und noch eine Woche in mittelgradiges (syrupartiges) Celloidin. Als das Celloidin ungefähr so hart wie frische Seife geworden war, legte ich das Material in die Entkalkungsflüssigkeit (10%ige Salpetersäure, Alkohol 96%ig). Nach der Entkalkung ließ ich es, um die Säure zu neutralisiren, acht Tage lang in dem mit Calciumcarbonatpräcipitat gesättigten Alkohol (96%ig) liegen, dann wieder vier Tage lang in Alkoholäther, welcher einige Male erneuert werden musste, um das alte Celloidin ganz auszulösen. Dann fing ich von Neuem an, es mit dem dünnen und dann syrupartigen und zuletzt honigartigen Celloidin nach bekannter Methode einzubetten.

Durch das Mikrotom habe ich das Material parallel mit der Längsachse des Felsenbeins oder einfach mit der Medianebene des Schädels in Serienschnitte zerlegt, und diese mit Hämatoxylin, Hämatoxylineosin und Hämatoxin gefärbt. Nach dieser Methode habe ich zwölf Tanzmäuse und fünf Graumäuse untersucht.

B. Die allgemeine Gestalt des Ductus cochlearis und die Beziehung zu seiner Umgebung.

Die knöcherne Schnecke der Tanzmaus ist an der Basis 1,5 mm breit und von der hinteren Fläche des Felsenbeins bis zur Spitze 0,95 mm hoch und ragt wie bei der Graumaus und Fledermaus und bei dem Meerschweinchen zum größten Theil in die Paukenhöhle hinein. Sie hat zwei Windungen, wie Fig. 1 zeigt, und dem entsprechend hat der Ductus cochlearis dieselben Windungen. Beim Radialschnitte des Schneckenkanals durch die Achse der Schnecke bekommt man desshalb meistens vier Querschnitte desselben, von denen ich, zur bequemeren Beschreibung der Befunde, die beiden unteren als die Querschnitte der Basilarwindung und die beiden oberen als die der Spitzenwindung benennen will. Selbstverständlich geht jedoch die Struktur der beiden Windungen ganz allmählich in einander über. Bei dem Querschnitte ist die Form des Ductus cochlearis ungefähr ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Spitze am Anfang der Crista spiralis liegt und dessen Basis der Außenwand des Ductus cochlearis entspricht, eben so wie die vestibulare und tympanale Wand den beiden Schenkeln. Am Anfang der Basilarwindung sind die beiden Schenkel des Dreiecks 0,5 mm lang, die Basis 0,4 mm breit und seine Länge und Breite nimmt allmählich ab, am Ende der Spitzenwindung sind die Schenkel nur 0,3 mm lang, die Basis 0,23 mm breit und zwar nimmt die vestibulare Wand mehr wie die tympanale ab. Desshalb bilden die Querschnitte des Ductus cochlearis kein genaues gleichschenkliges Dreieck, sondern es findet sich zwischen den beiden Schenkeln ein Unterschied von 5—7 mm.

Das Verhältnis des Ductus cochlearis in den perilymphatischen Räumen ist gerade so wie bei den anderen Säugethieren, indem in der Basilarwindeng die Scala tympani viel größer ist wie die Scala vestibuli. Am Anfang der Basilarwindung hat jene 0,6 mm Breite und 0,38 mm Höhe, diese dagegen nur 0,47 mm Breite und 0,16 mm Höhe. Beide werden nach der Spitze zu immer kleiner und zwar in ganz umgekehrtem Verhältnis, so dass in der Mitte der Spitzenwindung die Scala vestibuli 0,38 mm breit und 0,17 mm hoch, die Scala tympani dagegen nur 0,38 mm breit und 0,15 mm hoch ist.

C. Der feinere Bau des Ductus cochlearis.

Die Reissner'sche Membran ist zwischen der Außenwand und der Crista spiralis straff gespannt. Sie hat am Anfang der Basilar-

windung 0,39 mm Breite, wird aber nach der Spitze zu allmählich schmaler, so dass sie am Ende der Spitzenwindung nur 0,2 mm breit ist. Sie besteht aus drei Schichten, deren eine, die bindegewebige Grundlage, so dünn ist, dass man sie kaum von den beiden anderen unterscheiden kann. Die Endothelialschicht der vestibularen Seite ist viel dünner als die Epithelialschicht des Ductus cochlearis, und diese hat einen ovalen Kern und protoplasmareichen Zellkörper, während jene nur einen spindelförmigen Kern und kein Pigment hat. Die Dicke der Reissner'schen Membran beträgt, die drei Schichten zusammen genommen, nur 2,5—4 μ, und in der ganzen Membran finden sich keine Gefäße.

Die Außenwand des Ductus cochlearis bildet, wie bei den anderen Säugethieren, nicht nur die Basis des Dreiecks, sondern erstreckt sich weiter nach der Scala vestibuli und tympani hin. Die dickste Stelle der Außenwand liegt bei der Tanzmaus nicht an der Insertion der Membrana basilaris, sondern an der Prominentia spiralis, weil diese viel stärker wie die Crista basilaris nach innen hervorragt. Ferner findet sich an der Grenze der Scala vestibuli ganz deutlich die Crista membranacea Reissneri, die mit der Reissner'schen Membran verbunden ist. Das Epithel der Außenwand des Ductus cochlearis ist ganz anders, da die Stria vasculosa, die als ein hoch modificirtes Epithel zwischen der Insertionsstelle der Reissner'schen Membran und der Prominentia spiralis sich befindet, in manchen Fällen ganz fehlt. Bei sechs von den zwölf Thieren, die ich ganz genau untersuchte, fand sich auf der ganzen Strecke der Außenwand keine Stria vasculosa, statt dessen war die Wand mit einschichtigen Epithelzellen bekleidet, die einen ovalen Kern hatten und dem Epithel der Reissner'schen Membran ganz gleichartig waren. Dicht unterhalb dieses Epithels befanden sich 3—4 Querschnitte von Blutgefäßen. Bei den anderen sechs Thieren zeigte sich aber auf der kurzen Strecke am Ende der Basilarwindung bald eine ganz vollständige, bald eine unvollkommene Schicht der Stria vasculosa. Von dieser Gegend nach der Prominentia spiralis hin wird das Epithel immer dünner, bedeckt die ganze Oberfläche derselben und geht nach unten auf den Sulcus spiralis externus über. Die Epithelzellen des Sulcus spiralis externus sind etwas hoch, fast kubisch und haben einen runden Kern. In der Basilarwindung bilden sie aber eine große blasenförmige Zelle und erfüllen den ganzen Sulcus.

Die Crista spiralis (Limbus laminae spiralis) entwickelt sich von der Lamina spiralis ossea aus in der Scala vestibuli und erstreckt

sich, immer dicker werdend, nach außen in den Ductus cochlearis hinein. Hier spaltet sie sich durch den Sulcus spiralis internus in zwei Lippen, eine obere, kürzere und dickere, und eine untere, dünnere und längere. Der Ansatzpunkt der Reissner'schen Membran ist in der Basilarwindung von dem Anfang der Crista spiralis 0,11 mm entfernt, nach der Spitze der Schnecke zu aber nähert er sich ihm immer mehr, an dem Ende der Spitzenwindung ist er nur 0,06 mm von ihm entfernt. Von diesem Ansatzpunkte bis zur Spitze der oberen Lippe (Labium vestibuli) beträgt die Breite am Anfang der Basilarwindung 0,15 mm und immer enger werdend, beträgt sie am Anfang der Spitzenwindung nur noch die Hälfte und verschwindet am Ende derselben ganz. Die untere Lippe der Crista spiralis (Labium tympani) wird nach der Spitze der Schnecke zu immer breiter, die ganze Länge der Crista spiralis jedoch von dem Anfang derselben bis zu den Foramina nervina wird immer kürzer; sie beträgt nämlich am Anfang der Basilarwindung 0,25 mm, und am Ende der Spitzenwindung nur 0,13 mm. Die Dicke der Crista spiralis nimmt auch nach der Spitze der Schnecke zu allmählich ab, und der höchste Punkt von der oberen Lamelle der Lamina spiralis ossea findet sich zwischen der Insertion der Reissner'schen Membran und der Spitze des Labium vestibuli. Hier liegt er am Anfang der Basilarwindung 0,09 mm hoch, und am Ende der Spitzenwindung, wo das Labium vestibuli noch 0,04 mm lang ist, 0,06 mm hoch. Von diesem Punkte nach der Spitze des Labium vestibuli und nach der Insertion der Reissner'schen Membran hin wird die Höhe etwas geringer. Zwar haben beide Punkte immer ungefähr dieselbe Höhe, nämlich am Anfang der Basilarwindung 0,06 mm, in der Mitte derselben etwa 5 μ mehr, dann nimmt sie aber wieder allmählich ab und beträgt am Ende der Spitzenwindung nur 0,04 mm.

Die Membrana basilaris ist zwischen der Spitze der Crista basilaris und dem Ende der unteren Lamelle der Lamina spiralis ossea ausgespannt. Sie besteht aus zwei Schichten, der sogenannten Membrana basilaris propria und der Tympanalbelegschicht. Diese wird von der Basis der Schnecke nach der Spitze derselben zu allmählich dicker, während jene immer dünner geworden ist. Wenn man die Breite der Membrana basilaris, nach Hensen von den Foramina nervina ab, misst, ist sie am Ende der Spitzenwindung 2,5 mal breiter als am Anfang der Basilarwindung. Aber nach meiner Ansicht ist diese Messungsweise nicht richtig, weil die untere Lamelle der Lamina spiralis ossea mit ihrem Periostealgewebe sich noch weiter von

den Foramina nervina nach außen erstreckt und also die Membrana basilaris erst von diesem Punkte aus frei gespannt ist. So gemessen ist sie am Ende der Spitzenwindung ca. 2,9mal breiter als an der Basis. Die innere Zone der Membrana basilaris ist am Anfang der Basilarwindung kürzer als die äußere Zone, wird aber allmählich nach der Spitze der Schnecke zu relativ breiter wie die äußere Zone. Nach der HENSEN'schen Messungsweise ist sie am Ende der Spitzenwindung ca. 2,9mal breiter wie in der Basis, während sie nach der meinigen eine 4,7fache Breite erreicht. Obgleich die Membrana basilaris propria an der Spitzenwindung auffallend dünner ist als an der Basilarwindung, nimmt doch die Dicke der Membrana basilaris von der Basis nach der Spitze zu nur wenig ab, weil in der Spitzenwindung die Tympanalbelegschicht dicker als die Membrana basilaris propria ist, während sie in der Basilarwindung nur eine dünne Membran bildet.

	Die Dicke der äußeren Zone			Die Dicke der inneren Zone
	äußere	mittlere	innere	
Anfang der Basilarwindung	0,0036	0,0084	0,0024	0,0019
Mitte der Basilarwindung	0,0036	0,0060	0,0024	0,0024
Anfang der Spitzenwindung	0,0036	0,0060	0,0036	0,0024
Mitte der Spitzenwindung	0,0024	0,0048	0,0024	0,0024

	HENSEN'sche Messung		Nach meiner Messung		
	die Breite der B. M.	innere Zone	die Breite der B. M.	innere Zone	äußere Zone
Anfang der Basilarwindung	0,0605	0,0241	0,0485	0,0120	0,0365
Ein Viertel d. Basilarwindung	0,1014	0,038	0,0824	0,0190	0,0634
Mitte der Basilarwindung	0,1268	0,0401	0,1401	0,0548	0,0853
Anfang der Spitzenwindung	0,1478	0,0571	0,1468	0,0591	0,0887
Ende der Spitzenwindung	0,1520	0,0697	0,1395	0,0571	0,0824

Die Epithelzellen des Sulcus spiralis internus haben einen blasenartigen Zellkörper, oberhalb desselben einen runden Kern, und auf der ganzen Strecke des Ductus cochlearis ziemlich dieselbe Höhe. Auf der Innenseite der inneren Pfeilerzellen, dem sogenannten Epitheldreieck, finden sich außer den inneren Haarzellen noch drei verschiedenartige Zellen; nämlich die Epithelzellen des Sulcus spiralis internus, die sogenannten inneren Stützzellen, und eine eigenthümliche Zellenart, die mit den Endfasern des Nervus cochleae verbunden ist.

In der Tympanalbelegschicht finden sich zwei Kapillarröhrchen (Vas spirale); das eine entspricht in seiner Lage ziemlich genau der

unteren Seite der äußeren Bodenzelle, das andere liegt noch weiter innen, ungefähr am Ende der unteren Lamelle der Lamina spiralis ossea und nähert sich nach der Spitze der Schnecke zu allmählich dem ersten. Dieses ist aber manchmal in der Mitte der Spitzenwindung schon verschwunden.

Der Corti'sche Bogen besteht in ganz normaler Weise aus den inneren und äußeren Pfeilerzellen und bildet einen sogenannten Tunnelraum. Die beiden Zellen haben an ihrer Basis an der entgegengesetzten Fläche der Füße eine sogenannte Bodenzelle. Die Köpfe der beiden Zellen stoßen zusammen, biegen sich dann nach außen und setzen sich in dem Phalangenfortsatze fort. Wie bei den anderen Säugethieren sind die inneren Pfeilerzellen dünner aber zahlreicher vorhanden als die äußeren, jedoch ist die Länge der beiden ungefähr gleich. Der von diesen beiden Pfeilerzellen gebildete Corti'sche Bogen nimmt von der Basis nach der Spitze der Schnecke hin im Allgemeinen allmählich hinsichtlich seiner Spannweite und Höhe zu, und dem entsprechend auch die Länge der Zellen. Die Höhe des Bogens ist am Ende der Spitzenwindung jedoch wieder etwas geringer.

	Spannweite	Höhe
Anfang der Basilarwindung	0,0198	0,024
Ende der Basilarwindung. .	0,0435	0,0338
Anfang der Spitzenwindung	0,0508	0,0363
Ende der Spitzenwindung .	0,0556	0,0314

Die inneren Haarzellen liegen einreihig auf der Innenseite der inneren Pfeilerzellen und haben einen dickeren Zellkörper und einen größeren runden Kern, als die äußeren Haarzellen; auch ist das Zellprotoplasma körniger als das der äußeren. Sie tragen auf der vestibularen Spitze des Zellkörpers die sogenannten Stäbchen, die in der Basilarwindung 0,0035 mm, am Ende der Spitzenwindung 0,0072 mm lang sind.

Von den äußeren Haarzellen sind bei den Tanzmäusen in der Basilarwindung nur zwei, und in der Spitzenwindung drei Reihen vorhanden, während bei den anderen Säugethieren immer drei Reihen und beim Menschen theilweise vier Reihen sich finden. Die äußeren Haarzellen sind viel schmäler und kürzer als die inneren Haarzellen und haben in der Basilarwindung einen kleineren Zellkörper und Kern als in der Spitzenwindung. In dieser haben sie einen ziemlich protoplasmareichen Zellkörper und einen großen runden Kern.

Die Deiters'schen Zellen haben einen großen runden Kern und in dessen Umgebung feinkörniges Protoplasma. In der Basilarwindung finden sie sich, entsprechend den äußeren Haarzellen, in zwei, und in der Spitzenwindung in drei Reihen.

Die Hensen'schen Stützzellen haben einen blasenartigen Zellkörper, und wie die Deiters'schen Zellen einen großen runden Kern. In der Basilarwindung und am Anfang der Spitzenwindung setzen sie sich durch die großen blasenartigen Zellen über den Claudius-schen Zellen zu den gleichartigen Zellen des Sulcus spiralis externus fort.

Die Claudius'schen Zellen sind niedrige Cylinderzellen und liegen zwischen den Hensen'schen Stützzellen und der Spitze der Crista basilaris direkt auf der Membrana basilaris und in der Basilarwindung und am Anfang der Spitzenwindung unter den oben erwähnten blasenartigen Zellen. Sie haben einen feinkörnigen, protoplasmareichen Zellkörper und einen kleinen runden Kern.

Die Membrana tectoria nimmt von ihrem Anfangspunkte an der Abgangsstelle der Reissner'schen Membran nach der Spitze des Labium vestibulare hin allmählich an Dicke zu, dann liegt sie frei über dem Sulcus spiralis internus auf dem Corti'schen Organ. Jedoch ist sie oft mit den Hensen'schen Stützzellen verbunden zu sehen, und es ist daher nicht mehr zweifelhaft, dass die Corti'sche Membran überhaupt nicht frei liegt, sondern zwischen dem Rande der Hörzähne und den Hensen'schen Stützzellen ausgespannt ist. Die Länge der Corti'schen Membran beträgt bei dem Radialschnitte am Anfang der Basilarwindung 0,2 mm und ist an der Spitze der Schnecke nur einige Mikra geringer.

Die nächsten Endnervenfasern des Nervus cochleae, die durch die Habenula perforata durchtreten, werden durch eigenthümliche Ganglienzellen unterbrochen, dann steigen sie zum Theile nach oben zu der unteren Spitze der inneren Haarzellen auf, zum Theile laufen sie nach außen durch die Zwischenräume der inneren Pfeilerzellen in den Tunnelraum. In diesem bilden sie den sogenannten Tunnelstrang; von diesem stammen die sogenannten Radialnervenfasern, die zum Theil oben durch den Tunnelraum an der unteren Fläche der Decke desselben entlang, zum Theil nach unten auf dem Tunnelboden entlang nach außen verlaufen. Auf der Innenseite jeder Deiters'schen Zelle findet sich unter den äußeren Haarzellen ein feiner Querschnitt des äußeren Spiralnervenzuges. Dieser Querschnitt ist in der ersten Reihe manchmal mit den Radialnervenfasern verbunden zu sehen.

Die einreihigen Spiralnervenfasern sind außerordentlich fein, nur bei stärkerer Vergrößerung sichtbar und finden sich auch nicht regelmäßig und kontinuirlich wie bei den anderen Säugethieren.

Die Endigungsweise der Endnervenfasern in den Haarzellen habe ich bei der Tanzmaus unter Anwendung der Hämateinfärbung untersucht und dabei bestätigt gefunden, was ich kurz vorher darüber[1] veröffentlicht habe, jedoch ist bei der Tanzmaus an den äußeren Haarzellen das Endgebilde der Endnerven nicht langkelchförmig, sondern sichelförmig.

Die Organe des Vorhofs, Utriculus und Sacculus werden wegen ihrer engen Beziehung zu dem statischen Apparat unter diesem besprochen.

2. Der statische Apparat.

A. Die allgemeine Gestalt des statischen Apparates.

Die allgemeine Gestalt der Bogengänge mit deren Beziehung zum Vorhofe habe ich mittels der Ausgusspräparate, die aus Roux-scher Wachskolophoniummischung hergestellt waren[2], untersucht. Die mit dieser Mischung von mir vorgenommene Ausgussmethode besteht ganz einfach darin, das macerirte Knochenlabyrinth in dieser Mischung unter 100° C. zu kochen, bis die Luft aus den Knochenräumen ganz entwichen ist. Nachdem die Mischung von der Oberfläche des Knochens möglichst sorgfältig abgewischt ist, muss man das Material zwei Tage lang in koncentrirte Salzsäure hineinlegen. Dann kann man es unter der Lupe sehr leicht ohne Verletzung präpariren.

Die Bogengänge, wie Fig. 1 und 2 zeigt, liegen in drei zu einander senkrechten Ebenen und stellen im Allgemeinen halbkreisförmige Gebilde dar. Die beiden Enden der Bogengänge verbinden sich mit dem Vestibulum und zwar das eine Ende mit dem Crus ampullae, das andere mit dem Crus simplex, und das letzte des oberen und hinteren Bogenganges bildet wie bei den anderen Säugethieren einen gemeinschaftlichen Kanal, das Crus commune Fig. 1 und 2 *CC*. Dieser ist 1,2 mm lang und 0,24 mm dick und ist mit dem Vestibulum an seinem hinteren oberen Theile verbunden.

Der obere Bogengang stammt, zusammen mit dem hinteren

---

[1] Archiv für mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. LIX. 1901.

[2] W. Roux, Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen. Diss.-Inaug. Jena 1878. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. II. (Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. 1895. Bd. I. p. 4.)

Bogengange, vom Crus commune und läuft rechtwinklig zu diesem nach vorn, in die Hinterschädelgrube hineinragend, und endet dann nach unten mit dem Crus ampullae auf dem vorn unteren Theile des Vestibulum (Fig. 1 und 2 *ob*). Die Länge des oberen Bogenganges beträgt 2,5 mm, also mit dem Crus commune zusammen 3,7 mm. Die Hauptkrümmung desselben ist **C**-förmig und zeigt auf der flachen Ebene eine etwas **S**-förmige Krümmung.

Der hintere Bogengang geht zusammen mit dem oberen von dem Crus commune aus und endet mit dem Crus ampullae am hinteren Theile des Vestibulum, dicht unter der Wurzel des Crus commune. Er hat 2,3 mm Länge, also auch mit dem Crus commune zusammen 3,5 mm. Die Hauptkrümmung des hinteren Bogenganges ist fast oval und würde mit dem Crus ampullae zusammen einen ganz ovalen Kreis bilden. Die Flächenkrümmung desselben ist auch **S**-förmig, aber weniger deutlich als bei dem oberen Bogengang.

Der äußere Bogengang entspringt an der Vorderseite zwischen der Wurzel des Crus commune und des Crus ampullae des hinteren Bogenganges und endet mit dem Crus ampullae am vorderen unteren Theile des Vestibulum. Die Länge des äußeren Bogenganges beträgt im Ganzen nur 2,1 mm und seine Hauptkrümmung ist **C**-förmig; er hat keine Flächenkrümmung.

Die Ampullen der Bogengänge haben ziemlich gleichartige Form, eine Länge von 0,7 mm und eine Dicke von 0,5 mm. Ihre Anschwellung ist nach der Innenseite des Kreises hin bedeutender als auf der anderen Seite des betreffenden Bogenganges, nur die Anschwellung der Ampulla posterior ist nach der hinteren Fläche hin größer.

B. Der feinere Bau des statischen Apparates.

Der Sacculus liegt im Recessus sphaericus vorn unter dem Utriculus und ist ein halbkugelförmiges Bläschen, dessen vordere laterale Wand auf dem Recessus sphaericus angeheftet, und dessen hintere laterale Wand mit der äußeren Fläche der medialen Wand des Utriculus verbunden ist, während die mediale Wand frei dem perilymphatischen Raume zugekehrt ist. Der Durchmesser des Sacculus, bezw. der medialen Wand, beträgt 0,62 mm. Die Beziehung des Sacculus zu dem Ductus cochlearis zeigen unsere Präparate ganz deutlich, wie Fig. 3 zeigt; der Canalis reuniens (*Cr*) geht von dem Blindsacke des Ductus cochlearis aus und zwar am Anfang mit einem platten, breiten Röhrchen, welches eine Breite von 0,17 mm, eine Dicke von 0,016 mm hat, allmählich enger, aber dicker wird, in der Mitte des Kanals

0,08 mm breit und 0,03 mm dick ist und dann in die mediale Wand des Sacculus (*S*) einmündet. Die bindegewebige Grundlage der Sacculuswand ist am dicksten, nämlich 0,05 mm an der Macula acustica, wo die Wand auf dem Recessus sphaericus angeheftet ist. An der medialen Wand ist die bindegewebige Grundlage sehr dünn wie bei der Reissner'schen Membran und es finden sich darin viele Blutgefäße. Die Epithelzellen des Sacculus sind, abgesehen von den Zellen der Macula acustica, niedrige Plattenepithelzellen, die 8—10 μ breit und 4 μ hoch sind, jedoch in der Umgebung der Macula acustica allmählich etwas höher werden.

Die Stützzellen der Macula acustica liegen einreihig dicht auf der bindegewebigen Grundlage und haben einen unregelmäßigen, längeren Zellkörper und einen größeren Kern als die Haarzellen derselben. Diese finden sich zwischen den Stützzellen und haben einen flaschenförmigen Zellkörper und einen runden Kern, der in dem angeschwollenen Theile des Zellkörpers liegt. Der Zellkörper ist reich an feinem körnigen Protoplasma, und es findet sich darin kein einziges Pigmentkörnchen. An der Spitze der Haarzellen entspringen die Härchen, die mit einander vereinigt ein kegelförmiges dickes Haar bilden. Die Länge der Haare beträgt 10—15 μ und die Spitze derselben dringt tief zwischen die Otolithenschicht. Diese findet sich auf der ganzen Strecke der Macula acustica in einer Dicke von 25 μ. Der Utriculus bildet im Allgemeinen eine unregelmäßige Gestalt, doch sind ganz eben so wie bei den anderen Säugethieren seine zwei Theile, der Recessus utriculi und der Utriculus proprius deutlich zu unterscheiden.

Der Recessus utriculi liegt im Recessus ellipticus und hat eine platte, blasenartige Form, mit einer Breite von 0,6 mm und einer Höhe von 0,3 mm. Die laterale Fläche desselben ist der Knochenwand des Recessus ellipticus angeheftet, die mediale dagegen dem perilymphatischen Raume zugewendet, und zwar verbindet sich der vordere untere Theil derselben mit der Wand des Sacculus. Am oberen vorderen Theile der medialen Wand findet sich die Macula acustica, und am oberen Theil der lateralen Fläche münden die Ampullen des hinteren und äußeren Bogenganges ein.

Der Utriculus proprius geht von dem unteren Theile der hinteren Wand des Recessus utriculi mit einem 0,2 mm dicken Röhrchen aus und läuft nach hinten untenwärts. Der röhrenförmige Hauptkörper des Utriculus proprius erweitert sich nach drei verschiedenen Richtungen; nämlich von der äußeren lateralen Wand zu dem äußeren Bogengange,

vom unteren Theil der hinteren Wand zu dem Sinus posterior, der mit der Ampulle des hinteren Bogenganges verbunden ist, und vom hinteren Theil der oberen Lateralwand zu dem Sinus superior, der mit dem oberen und hinteren Bogengange sich verbindet; außerdem geht noch der Canalis utriculo-saccularis als ein 0,04 mm breites, plattes Kanälchen von der medialen Wand des Utriculus proprius aus, wird etwas dicker und mündet am Ende mit einem 0,08 mm breiten, 0,03 mm dicken Röhrchen in den Ductus endolymphaticus ein (Fig. 3 *de*).

Die bindegewebige Grundlage ist auch wie bei dem Sacculus in der Gegend, wo die Macula acustica liegt, am dicksten. In der lateralen Wand bildet sie eine ganz dünne Schicht und verbindet sich locker mit der Knochenwand. In der medialen Wand findet sie sich in gleichem Zustande wie beim Sacculus. Das Epithel des Utriculus ist ganz gleichartig mit dem Sacculus, nur an der lateralen Wand finden sich darin viele Pigmentkörnchen. Die Macula acustica utriculi liegt an der medialen Wand des Recessus utriculi und ist ganz wie die Macula acustica sacculi gebildet.

Die drei Ampullen haben eine ziemlich gleiche Gestalt, deren Durchmesser bei dem Querschnitte, der der Länge der Crista acustica nach gelegen ist, 0,4 mm und bei dem dazu senkrechten Längsschnitte 0,5 mm beträgt. Die Crista acustica liegt in der Querrichtung an der Bodenwand der Ampulle und erstreckt sich bis zu dem halben Kreise derselben und ist 0,1 mm breit und 0,12 mm hoch. Sie besteht hauptsächlich aus dem Bindegewebe, den Nervenfasern und dem Epithel. Die bindegewebige Grundlage bildet nur an der Crista acustica eine dicke Schicht, sonst ist sie sehr dünn und locker mit der Knochenwand verbunden. Das Epithel der Ampulle besteht, abgesehen von der Crista acustica, aus den platten Epithelzellen, die von dem Utriculus aus nach dem Bogengange zu sich fortsetzen, und zwar werden sie in der Umgebung der Crista acustica allmählich cylindrisch und auf den beiden Flächen der Crista acustica immer höher und setzen sich zu dem Sinnesepithel der Crista acustica fort, während sie an deren Ende an der seitlichen Wand den Epithelialsaum, das Planum semilunatum, bilden. Das Epithel der Crista acustica besteht aus den gleichartigen Epithelzellen, den Haarzellen und den Stützzellen, wie bei der Macula acustica. Die Haarzellen tragen auf ihrem freien Ende das Hörhaar, welches aus verschiedenen langen Härchen zusammengesetzt ist. Ein jedes Hörhaar sitzt mit einer kegelförmigen Basis auf der Haarzelle und die Spitzen der Hörhaare bilden die sogenannte Cupula terminalis.

Die membranösen Bogengänge haben einen Durchmesser von ungefähr gleicher Länge, nämlich von 0,15 mm und sind an der konvexen Wand des Bogenganges festgeheftet, während sie an der entgegengesetzten Seite durch einen perilymphatischen Raum von der Knochenwand 25—45 μ entfernt sind. Hier ist die bindegewebige Grundlage des membranösen Bogenganges bedeutend dünner und nur die Bindegewebebälkchen verbinden die beiden Wände mit einander. Das Epithel des Bogenganges besteht aus den platten Epithelzellen, welche die Ampullen fortsetzen. Weder in den Bogengängen noch an dem Dache der Ampullen finden sich Raphen, da wo die Epithelzellen cylindrisch sind.

C. Der Nervus acusticus und die Spiralganglien.

Das Felsenbein der Tanzmaus hat einen ganz kurzen inneren Gehörgang, und sobald der Nervus acusticus in denselben hineingetreten ist, theilt er sich in folgende drei Äste:

1) Der Ramus utriculo-ampullaris geht zuerst von dem Stamme ab, läuft mit dem Nervus facialis zusammen nach vorn außen und bildet das Ganglion vestibulare, das ungefähr eine Breite von 0,3 mm und eine Dicke von 0,24 mm hat. Von diesem geht ein Nervenbündel, welches eine Dicke von 0,17 mm hat, durch die Macula cribrosa superior in das Vestibulum und endigt zum Theile in der Macula acustica utriculi, zum Theile läuft es noch nach außen und theilt sich in zwei Ästchen, die 0,04 mm dick sind und beide in der Crista acustica der Ampullen des oberen und äußeren Bogenganges endigen. 2) Der Ramus sacculo-ampullaris läuft zwischen dem ersten und dritten Ramus und bildet in dem Meatus auditorius internus auch ein Ganglion vestibulare, welches auf der Wand desselben angeheftet ist und eine Breite von 0,47 mm und eine Dicke von 0,07 mm hat. Von diesem Ganglion geht einerseits der Ramus sacculi aus, der eine Dicke von 0,1 mm hat, und läuft nach vorn durch die Cribrosa media in das Vestibulum und endet in der Macula acustica sacculi, während andererseits der Ramus ampullaris posterior, welcher eine Dicke von 0,07 mm hat, nach hinten durch den Canalis singularis auf der Crista acustica des hinteren Bogenganges ausgebreitet ist. 3) Der Ramus inferior acusticus oder Nervus cochleae ist der Haupttheil des Nervus acusticus und hat eine Dicke von 0,2 mm. Die Nervenfasern des Nervus cochleae treten durch die spiralen Kanälchen, die dem spiralen Verlauf des Ductus cochleae entsprechend in den spiralen Reihen liegen, in den Zwischenraum der beiden Lamellen

der Lamina spiralis ossea ein und bilden hier das spirale Ganglion. Dieses hat eine Breite von 0,15 mm und eine Dicke von 0,1 mm und von diesem Ganglion gehen die radialen Nervenfaserbündel nach den Foramina perforata. Den weiteren Verlauf und die Endigungsweise dieser Fasern habe ich schon oben erwähnt.

Was nun die Spiralganglienzellen betrifft, so haben bei dem Ganglion spirale die bipolaren Ganglienzellen eine Länge von 10—15 μ und eine Dicke von 7—10 μ. Sie haben einen großen Kern und eine Endothelhülle. Zwischen dieser und dem Zellkörper befindet sich ein kleiner Zwischenraum, und die Hülle geht zu der SCHWANN'schen Scheide der Nervenfaser über. Bei dem Ganglion vestibulare sind die bipolaren Ganglienzellen größer wie beim Ganglion spirale, sie haben eine Länge von 20—30 μ und eine Dicke von 12—17 μ, der Zellkörper hat einen großen Kern und erfüllt ganz die Endothelhülle. Sie liegen dicht neben einander, während sie beim Ganglion spirale durch die Nervenfasern und den Zwischenraum des Zellkörpers und der Endothelhülle von einander getrennt sind.

3. Der Schallleitungsapparat.

Das äußere Gehörorgan der Tanzmaus hat schon morphologisch klar gezeigt, dass es für unsere Untersuchung keine Bedeutung zu bieten vermag, desshalb gehe ich sogleich dazu über, die Organe des Mittelohres zu beschreiben.

A. Das Trommelfell.

Dies ist sehr klein und dünn, hat einen Durchmesser von 1,55 mm und eine Dicke von 4—5 μ. Es besteht aus drei Schichten, nämlich aus der inneren und äußeren einschichtigen Epithelschicht und der Membrana propria und am Rande gehen die drei Schichten zum Ringwulst über, der 0,1 mm breit und 0,2 mm dick ist. Der Konkavwinkel des Trommelfells bei dem Horizontalschnitte durch die Spitze des Handgriffes beträgt 110°—115° und der Lichtkegel bildet mit dem Handgriff des Hammers einen Winkel von 140°.

B. Die Gehörknöchelchen.

Der Hammer ist sehr klein (Fig. 4), seine ganze Länge beträgt nur 1,78 mm, jedoch hat er eine ziemlich komplicirte Gestalt. Der Handgriff des Hammers (Fig. 4 *hg*) springt rechtwinklig zu dem Processus folianus desselben nach vorn unten, hat eine Länge von 1 mm und eine Dicke von 0,08 mm. Von dem Ursprung des Handgriffes

geht nach unten der Processus brevis (Fig. 4 *Pb*), mit demselben einen Winkel von 80° bildend, der merkwürdig stark entwickelt ist und eine Länge von 0,46 mm und eine Dicke von 0,31 mm hat. Mit diesem läuft, und zwar nach oben, von derselben Stelle eine Knochensäule aus, die dem Hals des Hammers entspricht. Diese bildet mit der Achse des Handgriffes einen Winkel von 100° und hat eine Länge von 0,6 mm und verbindet sich oben mit dem Kopfe des Hammers. Ferner entspringt noch von derselben Stelle ein Fortsatz (Fig. 4 *b*) rechtwinklig zu dem Handgriffe nach vorn oben, hat eine Länge von 0,77 mm und reicht bis zur Fissura Glaseri. Der Kopf des Hammers (wie Fig. 4 *k* zeigt) ist viel weniger entwickelt als bei den anderen höheren Säugethieren und bildet nur ein kleines plattes Köpfchen, das eine Breite von 0,4 mm und eine Dicke von 0,15 mm hat und durch die Gelenkfläche in zwei Lippen, die obere längere und die untere kürzere, getheilt ist. Die Gelenkfläche ist nicht so charakterisirt wie bei Menschen und anderen hohen Säugethieren, sondern bildet einfach eine sattelförmige Fläche, die in der horizontalen Ebene konvex und in der sagittalen Ebene konkav ist. Von dem oberen Ende des Kopfes geht ein Fortsatz (Fig. 4 *a*) horizontal nach vorn und zwar in derselben Ebene mit dem Hals und einem anderen Fortsatz (Fig. 4 *b*), dessen Spitze vor der Fissura Glaseri mit der Spitze des letzten Fortsatzes zusammenstößt. Diese drei verschiedenen Knochensäulen nun bilden ungefähr ein Dreieck, das mit einer dünnen Knochenmembran überspannt ist, und dies ist der Processus folianus.

Das Ligamentum mallei anterius entspringt von der Spitze des Processus folianus. Von diesem geht ein glänzendes, fibröses Faserbündel durch die Fissura petro-tympanica (Glaser'sche Spalte) nach dem Keilbeine hin, jedoch bei der Tanzmaus ist dieses Bündel nicht ein einfaches Ligamentum, wie bei den anderen hohen Säugethieren und beim Menschen, sondern es findet sich in dem Ligamentum eine Knochensäule, die eine Länge von 1,1 mm und eine Breite von 0,08 mm hat und mit dem Fortsatze verbunden ist, so dass dieser also bis zum Keilbein sich erstreckt. Dieses so beschaffene Ligamentum entspricht dem sogenannten Meckel'schen Bande, nur dass eben bei ihm der Meckel'sche Knorpel nicht ganz zum Bande umgewandelt, sondern der Mitteltheil desselben ossificirt ist. Von der Spitze des Processus folianus gehen die Fasern zum Theil nach dem Os tympani, zum Theil vereinigen sie sich zu dem sogenannten Meckel'schen Bande und die Spitze selbst ist direkt mit der Knochensäule desselben verwachsen.

Das Ligamentum mallei externum ist ein kurzes dünnes Band, welches an der hinteren Fläche des Hammers, dicht unterhalb des Ansatzpunktes der Sehne des Musculus tensor tympani entspringt und sich mit der Spina tympani minor verbindet, die bei der Tanzmaus merkwürdig steif nach der Paukenhöhle hineinragt und eine Länge von 0,31 mm und eine Dicke von 0,02 mm hat. Das Ligamentum selbst ist aber nur 0,05 mm lang.

Das Ligamentum mallei superius bildet kein dickes fibroses Band, sondern eine dicke Schleimhautfalte, die zu dem Ligamentum incudis superius sich fortsetzt.

Der Musculus tensor tympani hat eine lange kegelförmige Gestalt, deren Spitze nach der Paukenhöhle zu geht, und endet in einem Fortsatze, der an der hinteren Fläche des Hammers von der Wurzel des Processus brevis nach hinten hervorspringt. Die ganze Länge des Muskels beträgt 1,55 mm und es erstrecken sich darin die Sehnenfasern von der Spitze nach der Basis in einer Länge von 0,6 mm, wovon 0,2 mm in der Paukenhöhle liegen, und hier beträgt die Dicke der Sehne nur 0,04 mm.

Der Amboß (Fig. 4 *a*) hat auch einen Körper und zwei Schenkel. Der Körper ist sehr klein und hat an seiner vorderen Fläche eine Gelenkfläche, die der Gelenkfläche des Hammers korrespondirt, in der horizontalen Ebene tief konkav und in der sagittalen Ebene konvex ist. Durch diese Gelenkfläche theilt sich der Körper des Amboßes in eine laterale größere und eine mediale kleinere Lippe. Von dem Körper nach hinten geht der kurze Schenkel, der 0,23 mm aus dem Körper hervorragt. Zu diesem, unter einem Winkel von 85° geneigt, geht der lange Schenkel nach unten und hat eine Länge von 0,31 mm. An der Spitze dieses Schenkels findet sich ein relativ dickerer Processus lenticularis (Fig. 4 *pl*), der medial unterwärts gewendet ist. Sein kurzovales Plättchen hat einen längeren Durchmesser von 0,19 mm und die mediale Fläche ist etwas konkav und verbindet sich mit dem Kopfe des Steigbügels.

Der Amboß hat zwei Bänder, jedoch ist das eine, das Ligamentum incudis superius, nicht ein richtiges Ligamentum, sondern eine Schleimhautfalte, welche die Fortsetzung zum Ligamentum mallei superius bildet. Das andere, das Ligamentum incudis posterius ist von der Spitze der kurzen Schenkel des Amboßes nach der oberen hinteren Wand der Paukenhöhle ausgespannt, und zwar sind die Fasern sehr kurz und von der Spitze nach der Paukenwand etwas verbreitet.

Das Hammer-Amboßgelenk: Die Gelenkfläche der beiden ist von Knorpel überzogen, und das Gelenk hat eine starke fibröse Gelenkkapsel. Zwischen den beiden Gelenkflächen findet sich zuweilen ein bindegewebiges Band, welches von einreihigen spindelförmigen Bindegewebszellen gebildet ist, und in manchen Fällen findet sich keine Gelenkhöhle, sondern sind beide Gelenkflächen fest mit einander verbunden. Nur bei einem unter zwölf Fällen habe ich doch deutlich die Gelenkhöhle, wie bei der gewöhnlichen Graumaus, gesehen.

Der Steigbügel ist sehr klein, die ganze Länge beträgt nur 0,58 mm. Die Fußplatte oder Basis desselben ist eiförmig und hat eine Länge von 0,5 mm und eine Breite von 0,34 mm, und zwar liegt die breiteste Stelle der Fußplatte nicht in der Mitte der Länge, sondern mehr nach dem vorderen Theile zu, aus dem der vordere Schenkel hervorgeht. Der Rand der Fußplatte, durch den sie sich mit der Umgebung der Fenestra ovalis verbindet, hat eine Dicke von 0,06 mm, und über dieser Ebene wölbt sich die Fußplatte nach dem Vestibulum zu ungefähr 0,06 mm hoch. Von den Polen der Fußplatte gehen die zwei Schenkel aus, und zwar ist der von dem vorderen Pole breiter, hat eine Dicke von 0,08 mm und ist stark bogenförmig gekrümmt, während der von dem hinteren Pole kommende, an welchem der M. stapedius angeheftet ist, sehr schmal ist und eine Dicke von 0,045 mm hat. Dieser Schenkel fehlt manchmal, ganz wie Fig. 4 *S* zeigt, und in diesem Falle geht der vordere Schenkel nicht von dem Pole, sondern vielmehr von der Mittelseite der Fußplatte aus. Der Kopf des Steigbügels hat keinen Hals und ragt nicht höher wie der Stein aus einem Siegelringe hervor. An seiner lateralen Fläche hat er eine ovale Gelenkpfanne, die zum Processus lenticularis passt, und eine Länge von 0,2 mm, und eine Breite von 0,14 mm.

Der Musculus stapedius hat einen dicken Muskelbauch von 0,38 mm und erfüllt den Canalis musculi stapedii. Der Muskel hat eine Länge von nur 39 mm und endet mit einer dünnen Sehne, die 0,75 mm dick ist, an dem oberen Theile des hinteren Schenkels des Steigbügels. In der Paukenhöhle liegt die Sehne ungefähr 0,15 mm lang im Freien und zwar ist sie von der Schleimhautfalte der Paukenhöhle bekleidet.

Das Amboß-Steigbügelgelenk: Die mit Knorpel überzogenen, fast platten Gelenkflächen liegen so dicht auf einander, dass man kaum das Vorhandensein einer Gelenkhöhle bemerken kann. Die Gelenkkapsel ist ganz genau wie bei den anderen Säugethieren eingerichtet, aber sie ist ganz dünn.

Die Verbindung des Steigbügels mit dem Rande der Fenestra ovalis: Der Rand der Fußplatte des Steigbügels und der Fenestra ovalis ist mit Knorpeln überzogen, die durchschnittlich 0,024—0,04 mm dick sind und mit einer unregelmäßigen Begrenzung zu dem Knochen übergehen. Zwischen diesen beiden Knorpeln findet sich ein ringförmiger Spaltraum, der in der Mitte 8 μ breit ist und sowohl nach der Seite der Paukenhöhle als auch nach der vestibularen Seite hin etwas breiter wird. Diesen Spaltraum füllt ganz das Ligam. annulare baseos stapedis aus, welches aus hyalinen, glänzenden, steifen Fasern besteht, die in radialer oder etwas schräger Richtung ausgespannt sind. Jedoch haben diese Fasern manchmal einen spindelförmigen Kern. Ferner noch ist die Gelenkfläche an dem vorderen Pole dicker als an dem hinteren Pole; an diesem nämlich hat sie eine Dicke von 0,072 mm, während sie an dem anderen 0,06 mm hat.

4. Vergleichung der Anatomie des Gehörorgans der Tanzmaus mit derjenigen der grauen Maus und mit den Befunden der früheren Untersucher.

Zur Zeit gehen über die Anatomie des Gehörorgans der Tanzmaus die Ansichten der Forscher noch so weit aus einander, dass die von Rawitz zuerst gemachten anomalen Befunde von Panse ganz und gar nicht bestätigt wurden.

Ich will nun unter Vergleichung der oben angeführten Befunde von der Tanzmaus mit denen von der Graumaus eine richtigere Beurtheilung der besonderen Struktur jedes einzelnen Organs der ersteren geben, und dabei in kritischer Weise den Befunden der anderen Forscher einige Aufmerksamkeit schenken.

A. Schallperceptionsapparat.

B. Rawitz hat in seiner Arbeit über »Das Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse« geschrieben: »Das Corti'sche Organ ist in allen Windungen erhalten, doch erscheinen die Hörzellen hochgradig entartet. Und eben so sind die Zellen des Ganglion spirale, sowie die zu denselben tretenden und von ihnen abgehenden Nervenfasern degenerirt. Ganz besonders tritt die Degeneration an den Ganglienzellen hervor, die an Zahl sehr vermindert und an Gestalt sehr stark zusammengeschrumpft sind.« Diese Veränderungen hat Rawitz als sekundärer Natur, wohl als durch den Nichtgebrauch bedingt, aufgefasst, und zwar sind sie nach ihm durch die Funktionsunmöglichkeit, die aus der weiteren Verbindung von Utriculus und Scala tym-

pani veranlasst worden ist, entstanden. Obgleich ich bei meiner Untersuchung über den Schallperceptionsapparat, wie ich oben erwähnt habe, das Bild nicht ganz so normal, wie es PANSE beschrieben hat, gefunden habe, kann ich doch der Meinung von RAWITZ nicht beitreten, weil bei zwölf Tanzmäusen, die ich genau untersuchte, keine direkte Verbindung von Utriculus und Scala tympani vorhanden war. Vielmehr sind bei den Tanzmäusen der Ductus cochlearis mit dem Sacculus durch den Canalis reuniens wie Fig. 3 zeigt, und der Utriculus durch den Canalis utriculo-saccularis mit dem Ductus endolymphaticus, der aus dem Sacculus geht, verbunden. Die Dicke und Länge dieser Kanälchen sind ganz gleich wie bei den Graumäusen; und die Kanälchen verbinden sich mit einander in derselben Weise sowohl wie bei diesen als auch bei den anderen Säugethieren und beim Menschen.

Ferner finde ich im CORTI'schen Organ eine große Entartung, wie sie RAWITZ gefunden haben will, durchaus nicht; nur hat die Tanzmaus in der Basilarwindung eine bloß zweireihige äußere Haarzellengruppe, deren Zellen zudem, wie schon oben bemerkt, etwas kleiner sind als die betreffenden in der Spitzenwindung, während bei der Graumaus die Zellengruppe auf der ganzen Strecke des CORTI'schen Organs immer dreireihig und aus Zellen von gleichartiger Gestalt gebildet ist. In so weit ist in der That das CORTI'sche Organ der Tanzmaus nicht ganz normal und auch nicht dem der Graumaus, wie PANSE geschrieben hat, gleich.

Außerdem finde ich noch eine Veränderung des Schallperceptionsapparates an anderer Stelle, nämlich an der äußeren Wand des Ductus cochlearis, indem die Stria vasculosa ganz oder größtentheils fehlt, während sie bei den Graumäusen, auf der ganzen Strecke des Ductus cochlearis, eine dicke und breite Schicht bildend, ganz vollständig vorhanden ist. Diese Veränderung der Stria vasculosa hat Niemand bei der Tanzmaus bemerkt; jedoch hat bei einer unvollkommen albinotischen weißen Katze schon G. ALEXANDER eine ähnliche Veränderung gefunden. Wenn aber nun die Stria vasculosa, wie man geglaubt hat, wirklich die Quelle der Endolymphe wäre, so müsste die Veränderung dieses Organs eine große Bedeutung für die Unfähigkeit des Schallperceptionsapparates und auch des statischen Apparates haben, weil dadurch ein Druckunterschied zwischen dem endolymphatischen und perilymphatischen Raum vorhanden sein müsste. Wäre nun auch thatsächlich dieser Druckunterschied zwischen

den beiden Räumen vorhanden, dann wäre leicht erklärlich, dass die Funktionsunmöglichkeit des Schallperceptionsapparates, nicht wie RAWITZ annahm, durch das Überströmen der Endolymphe aus den Bogengängen in die Schnecke veranlasst, sondern durch die Abschließung des einzelnen endolymphatischen Raumes verursacht würde, weil im perilymphatischen Raume die Wände der frei laufenden Kanälchen, nämlich des Canalis reuniens und Canalis utriculo-saccularis durch den hohen Druck der Umgebung zusammengedrückt werden müssten. Aber der Annahme, dass die Stria vasculosa die Quelle der Endolymphe sei, vermag ich mich nicht anzuschließen, weil bei unseren mikroskopischen Präparaten die Verhältnisse des perilymphatischen und endolymphatischen Raumes, und eben so die Verbindungskanälchen des endolymphatischen Raumes ganz gleichartig mit denen der Graumäuse sind. Dass freilich die Veränderung der Stria vasculosa in anderer Weise eine wichtige Bedeutung für die Funktion des Schallperceptionsapparates haben muss, ist anzunehmen; doch will ich genauere Mittheilungen darüber einer späteren speciellen Arbeit über die Stria vasculosa vorbehalten.

B. Der statische Apparat.

Zwischen den Befunden von RAWITZ über den statischen Apparat und den meinigen besteht ein sehr großer Unterschied. Nach RAWITZ's Beschreibung, die er an den Wachsmodellen der Felsenbeine von fünf verschiedenen Thieren gemacht hat, ist bei der Tanzmaus überhaupt nur ein einziger normal beschaffener Bogengang vorhanden, der obere; und dieser ist nicht mit dem hinteren Bogengange verwachsen. Der hintere und äußere Bogengang erscheinen reducirt, man könnte sagen verkrüppelt. Dagegen hat nach meiner Untersuchung von zwölf Ausgusspräparaten und zwölf einfachen Knochenpräparaten, die Tanzmaus deutlich ein Crus simplex (Fig. 1 und 2 *cc*), wie die gewöhnlichen Graumäuse. Wenn RAWITZ schreibt, dass bei der Tanzmaus nicht wie bei den anderen höheren Säugethieren und beim Menschen der hintere Bogengang, sondern der obere der längste sei, so ist das zwar Thatsache, — der obere ist 2,5, der hintere 2,3, der äußere 2,1 und das Crus simplex 1,2 mm — es stellt aber keine Abnormität des Organs dar, denn bei den Graumäusen finden sich die drei Bogengänge in gleichen Verhältnissen vor, es misst der obere 3,7, der hintere 3,0, der äußere 2,1 und das Crus simplex 1,0 mm. Ferner hat RAWITZ über die Verlaufs- und Einmündungsweise der Bogengänge als über eine sehr beträchtliche Abweichung

von der Norm berichtet, was ich auf Grund der Vergleichung mit Kontrollthieren meinerseits nicht bestätigen kann.

Auch zu dem, was RAWITZ hinsichtlich der Struktur des Vorhofsorgans gefunden hat, sehe ich mich genöthigt, einige Bemerkungen zu machen, weil er wohl in Folge unzureichender Präparationstechnik eine nicht zutreffende Schilderung desselben gegeben hat. Er sagte nämlich: »Die Gestalt des Utriculus ist ganz unregelmäßig. Alle Theile desselben — und diese Angaben beziehen sich sowohl auf die knöchernen wie auf die häutigen Partien, hier wie bei den Bogengängen — sind so durch einander gewürfelt und so verzogen, dass eine Unterscheidung von Recessus hemisphaericus, hemiellipticus und Aquaeductus vestibuli unmöglich ist.« Dann fährt er fort: »Es ist ferner unmöglich, eine Unterscheidung von Sacculus und Utriculus vorzunehmen, um so mehr, da beide, wie das mikroskopische Bild lehrt, weit mit einander kommuniciren, und da ferner der Canalis reuniens hier vollkommen vom Sacculus aufgesogen ist und als solcher nicht mehr existirt.« Und endlich: »Es öffnet sich der Utriculus weit in der mittleren Windung der Scala tympani, ja es setzt sich der häutige Kanal des Utriculus direkt in den häutigen Belag der Scala tympani fort.« Diese Angaben von RAWITZ vermag ich nicht zu bestätigen, denn nach meiner Untersuchung ist, wie ich schon oben genau ausgeführt habe, die Struktur des Vorhofsorgans ganz normal und der bei den Graumäusen gleichartig. Nur der statische Apparat zeigt bei den Tanzmäusen einige Abweichungen, in so fern als die Cupula der Crista acustica nicht so deutlich gestreift und nicht so hoch entwickelt ist wie bei den Graumäusen. Auch sind bei den gewöhnlichen Graumäusen manchmal sowohl in den Ampullen wie bei den Bogengängen deutlich die Raphen zu sehen, während sie bei den Tanzmäusen absolut fehlen.

C. Der Schallleitungsapparat.

Wenn auch bei den Tanzmäusen der Schallleitungsapparat, insbesondere die Form und Lage der Gehörknöchelchen eine eigenthümlich andere Einrichtung zeigen als bei den anderen höheren Säugethieren, so ist dies doch keine Abnormität, da die Graumäuse auch ganz dasselbe Bild aufweisen. Nur die Gelenkhöhle des Hammer-Amboßgelenkes verdient in so fern Beachtung, als in ihr bei den Tanzmäusen, wie ich schon oben geschrieben habe, sich meistens gar kein oder nur ein ganz dünner spaltförmiger Raum befindet, auch manchmal zwischen den beiden Gelenkflächen ein bindegewebiges

Band vorhanden ist. Wenn nun im Gegensatz dazu die Graumäuse immer viel Raum in der Gelenkhöhle, aber kein bindegewebiges Band darin haben, so ist dieser Umstand doch nicht von großer Bedeutung für unsere Untersuchung, weil die Tanzmaus auch zuweilen dasselbe Bild wie die Graumaus zeigt. Eine Cerumenauflagerung auf dem Trommelfell, die PANSE bei der Tanzmaus gesehen hat, habe ich nur bei einer Graumaus bemerkt.

II. Die biologischen Untersuchungen.

Die Tanzmäuse, die ich von drei verschiedenen Thierhandlungen bezogen habe, sind ganz gleichartig und zeigen hinsichtlich ihrer Eigenschaften keine bemerkbaren Unterschiede. So sind die Thiere alle unruhig, sie gehen immer hin und her, ihre Köpfchen bewegen sich immer zitternd und sie fangen plötzlich die Kreisbewegung bald im großen, bald im kleinen Kreise an, ganz genau in der Weise, wie man es schon früher beobachtet hat. Diese Kreisbewegungen machen sie bald in der Richtung des Uhrzeigers, bald umgekehrt, und jedes Thier hat seine Lieblingsrichtung, doch niemals bewegt es sich stets in ein und derselben Weise. Auch wiederholen die Thiere ihre Kreisbewegung auf engem Platz öfter als auf weitem, und im Dunkeln eben so gern wie im Hellen. Wenn man das Thier aus dem kleinen Käfig, auf dessen Boden von 0,5 Quadratmeter Flächenraum, verschiedene Gegenstände (Nestchen, Futterbehälter) sich befinden, heraus auf den Boden des Zimmers brachte, das vier Meter im Quadrat maß, und wenig Möbel enthielt, lief es das erste Mal nicht sofort sehr weit, sondern machte an demselben Orte ziemlich lange Zeit Kreisbewegungen, so, als wenn sein Platz sehr beschränkt wäre. Jedoch erweiterte es allmählich seinen Bewegungskreis, so dass es scheint, als ob es sich des weiten Umfanges des Platzes bewusst würde; danach lief es meistens in gerader Richtung nach der Wand oder Ecke des Zimmers. Unterwegs aber fing das Thier plötzlich seine Kreisbewegungen wieder an, erweiterte dann entweder ebenfalls wieder den Bewegungskreis oder lief plötzlich nach der Wand. Wenn es an die Wand anstieß, lief es an der Wand entlang, bis es auf irgend einen Gegenstand traf, dann machte es entweder eine kleine Kreisbewegung oder kehrte einfach längs der Wand zurück. Bei den ersten Versuchen im weiten Raum lief also jedes Thier nicht durch das ganze Zimmer hindurch, sondern blieb immer auf einem beschränkten Theil des Zimmers, in der Ecke oder an einer dunklen Stelle. Diese Beobachtung habe ich bei vier Thieren

zehn Tage wiederholt gemacht und dann schließlich bemerkt, dass das Thier allmählich eilig nach der Wand lief und unterwegs wenig Kreisbewegungen machte; das eine Thier lief schon nach sieben Tagen ohne Kreisbewegung direkt von dem Mittelpunkte des Zimmers nach der Wand, ein anderes lief auch ohne irgend welche Kreisbewegung die Wände des Zimmers entlang.

Wenn man dagegen eine an das Freie gewöhnte Tanzmaus wieder in einen ganz kleinen Käfig brachte oder einfach mit einem Glascylinder (15 cm Durchmesser) bedeckte, probirte sie zuerst einige Mal weiter zu laufen, fing aber, sobald sie an die Wand stieß, an, bald große, bald kleine Kreisbewegungen zu machen. Wenn man ferner das Thier mit dem Glascylinder bedeckte und in denselben einige Tropfen Äther oder Chloroform hineinträufelte, verursachte ihm der Reiz der Tropfen zuerst Niesen, Nasenputzen, dann fing es lebhaft seine Kreisbewegungen an, bis es ganz betäubt war.

In der Zeit, wo bei erwachsenen Thieren der Begattungstrieb sich regt, fanden eigenthümliche Kreisbewegungen statt: Beide Thiere eines Pärchens liefen, indem jedes den Kopf zwischen die Hinterbeine des anderen Thieres steckte, in Kreisrichtung. Dies habe ich zuerst beobachtet, als ich ein Männchen und ein Weibchen, die lange getrennt gewesen waren, zusammen brachte. Das eine von beiden fing dann zuerst entweder um das andere Thier herum oder frei seine Kreisbewegungen an, dann folgte das andere, indem beide hinter einander herliefen. Wenn der Kreis anfangs groß war, stieß bald das eine bald das zweite den Kopf an die Hinterbeine des anderen Thieres. Schließlich wurde aber der Kreis so klein, dass sie sich fast um sich selbst drehten.

Ein Pärchen, von dem aus unbekannter Ursache das eine Thier am rechten, das andere am linken Fuß des Hinterbeines an Nekrose erkrankt war, trieb sich doch gegenseitig zu den Kreisbewegungen an. Im höchsten Stadium der Entzündung des Beines eben so wie nachher, als der Fuß schon abgefallen war; letzteren Falles machte es auf drei Beinen seine Kreisbewegungen und zwar bald in der Richtung des Uhrzeigers, bald in entgegengesetzter Richtung, wie die gesunden Thiere. Die Thiere ließen sich durch den Mangel eines Fußes in ihren Kreisbewegungen durchaus nicht beeinflussen. Ferner schien es wirklich, wie man früher schon bemerkt hat, als ob das Thier in seinen Schwanz beißen wollte. Doch hat der Schwanz keine Bedeutung für diese Kreisbewegungen, wovon ich mich an drei Thieren, denen ich den Schwanz von der Wurzel aus abgeschnitten habe, überzeugen konnte.

Der unruhige Charakter der Tanzmaus, den Rawitz als »nervös« bezeichnete, was Alexander und Kreidl bestätigten, erschien mir Anfangs auch dieser Art; doch bin ich durch meine Beobachtungen zu anderer Ansicht gekommen, da die Tanzmäuse weder auf Drohungen, die sie durch den Gehörsinn empfinden müssten, noch auf durch den Gesichtssinn wahrnehmbare reagiren. Nur der Reiz, der sie irgendwo an der Körperoberfläche trifft, macht einen erkennbaren Eindruck auf sie; aber selbst dann, wenn er ihnen einen furchtbaren Schrecken verursacht hatte, kamen sie doch nach einigen Momenten wieder ruhig an denselben Ort zurück. Darum glaube ich, dass man sie, obgleich sie »nervös« zu sein scheinen, vielmehr als stumpfsinnige Thiere bezeichnen muss.

Was nun die Ursache der Kreisbewegung der Tanzmäuse betrifft, so ist es nach dem Mitgetheilten wohl klar, dass diese Bewegung in meinen Fällen nicht, wie es Rawitz für die seinigen behauptete, von einer degenerativen Veränderung des statischen Apparates herrühren kann, weil dies Organ bei den von mir untersuchten Thieren überhaupt nicht, wie es Rawitz beschrieben hat, abnorm beschaffen, sondern ganz genau wie bei gewöhnlichen Graumäusen eingerichtet ist. Wenn ich nun auch die Kreisbewegung nicht durch die anatomischen Befunde zu erklären vermag, so kann ich doch so viel feststellen, dass die abnormen Bewegungen nicht durch labyrinthäre Erkrankung verursacht werden.

Haacke (6) sagte, diese Bewegungen seien eine angeborene Gewohnheit des Thieres. Nach meiner Meinung muss die Kreisbewegung eine eigenwillige Bewegung des Thieres sein. Das erkennt man daran, dass sie sich dabei an die Lebensumstände anpassen. Denn das Thier macht die Bewegung am engen Platz viel öfter, als auf weitem freien Platz; und macht sie auch noch, wenn es ans Freie gewöhnt ist, doch dann sehr wenig; während des Begattungstriebes dagegen werden diese Bewegungen sehr lebhaft. Desshalb liegt mir der Gedanke nahe, die Ursache der Kreisbewegung selber in einer von den Vorfahren ererbten Eigenschaft des Thieres zu suchen, die diese durch beständigen Aufenthalt in engen Käfigen erworben haben.

III. Die physiologischen Untersuchungen.

In physiologischer Richtung habe ich meine Untersuchungen nicht weit ausgedehnt und will hier nur auf Folgendes die Aufmerksamkeit lenken.

Die Tanzmaus bewegt in dem Käfige ohne eine bemerkbare Ursache ihre Ohrmuschel hin und her, als ob sie wie die anderen Thiere sie der Richtung der Schallwellen anpassen wollte, doch machte sie in der That nach den Hörprüfungen den Eindruck, als ob sie auf die verschiedenen Töne nicht reagirt. Dass dies aber wirklich auf Labyrinthtaubheit beruhe, muss ich gleich Panse bezweifeln, weil meine Untersuchungen über die Anatomie des Gehörorgans dieses Thieres keine entsprechende Abnormität aufweisen. Obgleich ich einige Abweichungen der Struktur des Labyrinthes von der Norm gefunden habe, ist es mir doch unerklärlich, wie diese Veränderungen die Taubheit der Tanzmaus verursachen sollten. Nach meiner Meinung muss die Entartung des Zellkörpers der äußeren Haarzellen an der Basilarwindung, wie Rawitz meinte, auch sekundärer Natur sein, desshalb möchte ich als primär nur die Veränderung der Stria vasculosa betrachten. Nun ist es aber nicht möglich, die Taubheit des Thieres durch unsere jetzige physiologische Kenntnis über die Funktion dieses Organs, wie ich schon oben erwähnte, zu erklären. Wenn aber dieses Organ eine andere wichtige Wirkung für die Fähigkeit des Schallperceptionsapparates hätte, so wäre es noch schwerer verständlich, wie es möglich ist, dass das Corti'sche Organ an der Spitzenwindung und auch die Vorhofsorgane ganz normal eingerichtet sind. Denn es ist selbstverständlich, dass wenn ein Organismus nicht zu seiner Funktion kommen kann, er bald allmählich atrophisch werden muss. Nun finden sich bei den Tanzmäusen, abgesehen von dem Fehlen der äußersten Reihe der äußeren Haarzellen an der Basilarwindung keine atrophischen Zustände; es muss also der Schallperceptionsapparat der Tanzmäuse in irgend einer Weise zum Theil funktioniren, auch nach der Helmholtz'schen Theorie wenigstens die tiefen Töne und Geräusche aufnehmen. In der That aber reagirt die Tanzmaus auf gar keinen Ton in sichtbarer Weise. Desshalb führe ich, gleich wie Panse, ihre Taubheit nicht auf die Entartung des Labyrinthes zurück, sondern glaube, dass die Ursache viel tiefer, nämlich in dem Centralorgan liegt.

Hat die Tanzmaus den Drehschwindel und auch Körpergleichgewichtsstörungen? Dies zu untersuchen habe ich eine Brücke von Holz gebaut, die 60 cm lang, an dem einen Ende 1 cm und an dem andern 0,5 cm breit und 30 cm vom Fußboden entfernt war, und von der das Thier an dem die schmalere Seite stützenden Pfeiler leicht zum Fußboden hinab kriechen konnte. Ließ ich nun das Thier auf der breiten Seite der Brücke stehen, so wollte es das erste Mal nicht

über die Brücke resp. nach der Spitze zu gehen, sondern hielt seinen Körper quer auf der Brücke und suchte so den Weg zu finden; manchmal machte es auch auf diesem kaum 1 cm breiten Plätzchen geschickt seine Kreisbewegungen und fiel dabei meistens schließlich auf den Boden hinab.

Diesen Versuch habe ich mit zehn Thierchen gemacht. Eines von ihnen, welches das erste Mal sofort von einer Seite zur anderen lief, fand schon beim zweiten Male den Pfeiler und kroch an ihm auf den Boden hinab. Die nächsten Male lief es immer ohne Weiteres auf demselben Wege hinab. Die anderen Thiere liefen erst nach vielmaligen Versuchen von einer Seite zur andern hin und zurück; aber keines nahm den Weg nach dem Boden an dem Pfeiler; sondern sie fielen schließlich aus Ungeschicklichkeit oder Mattigkeit auf den Boden. Zwei von den Thieren jedoch gewöhnten sich daran, immer sofort auf den Boden abzuspringen. Es ist somit Thatsache, dass die Tanzmaus auf einer geraden Linie, d. h. auf einer Brücke, die 0,5—1,0 cm breit ist, ruhig laufen kann, und dass der Absturz von dieser Brücke nur durch die gelegentliche ungeschickte Haltung ihres Körpers herbeigeführt wird. Ferner war es nicht selten zu sehen, dass sie auf der hohen schmalen Brücke auf den Hinterbeinen stehend mit den Vorderbeinen sich putzten, und dies war sogar einem Thiere möglich, dem ich vorher den Schwanz bis auf die Wurzel abgeschnitten hatte. Es ist mir demnach nicht zweifelhaft, dass die Tanzmaus keinen Drehschwindel hat.

Trotzdem habe ich zu weiterer Konstatirung auch Beobachtungen an geblendeten Thieren gemacht. Diese Thiere habe ich nach der Methode von ALEXANDER und KREIDL in Narkose geblendet, aber es geschah zuerst nur auf der einen und erst nach einigen Stunden auf der anderen Seite. Bald nach dieser Behandlung konnten die Thiere auf den Beinen stehen und wieder gehen; dabei aber traten die Erscheinungen ein, die ALEXANDER und KREIDL beschrieben haben: Ihr Gang verlangsamte sich und wurde unbeholfen, bei jedem Schritte neigten sie sich wechselnd nach rechts und links und fielen nicht selten seitwärts um. Diese Erscheinungen führe ich jedoch nicht auf den plötzlichen Verlust des Sehvermögens des Thieres zurück, sondern sehe sie als Nebenerscheinung der Narkose an, weil sie nicht nur bei ganz geblendeten, sondern auch bei einseitig geblendeten Thieren vorkommen, und weil ich sie sogar bei nichtgeblendeten Thieren durch die Narkose wiederholt mit Sicherheit konstatirt habe. Die unruhigen Bewegungen, das Springen, Zappeln, Überwerfen, das CYON beschrieb

und ALEXANDER und KREIDL auf die intensiven Anstrengungen des Thieres zurückführten, habe ich auch gesehen; diese Bewegungen traten, wie die beiden letzten Autoren beobachteten, unmittelbar nach dem Lidverschluss ein. Ich betrachte sie aber nicht als die Folge der intensiven Anstrengungen des Thieres, die es machte, um den das Auge verschließenden Körper wegzubringen, sondern als eine Erscheinung der reflektorischen Aufregung des motorischen Centrums, die durch die starke Reizung der Sensibilitätsnerven hervorgerufen wurde. Denn diese Erscheinung kam nicht nur bei der Augenbehandlung vor, sondern auch durch starke Reizung der anderen Sensibilitätsnerven; so macht das Thier ganz dieselben Bewegungen, wenn bei der Narkose, in der Zeit, wo es erst etwas betäubt ist, ein Tropfen Äther oder Chloroform in die Nasen- oder Mundhöhle hineingelangt.

Was nun die besonderen Erscheinungen an den geblendeten Thieren betrifft, so gingen die oben erwähnten Erscheinungen nach einer Viertelstunde ganz vorüber. Die Thiere liefen mit gewöhnlicher Behendigkeit und machten bald große, bald kleine Kreisbewegungen, bei denen sie jedoch recht oft stehen blieben, indem sie sich bemühten, mit den Vorderbeinen den das Auge verschließenden Körper zu entfernen, wobei sie dann oft nach hinten umfielen. Ferner gingen die geblendeten Thiere auf der schmalen Brücke langsam, doch anscheinend nicht mit mehr Unsicherheit als ungeblendete.

Aus allen diesen Beobachtungen schließe ich, dass die Tanzmäuse, wie schon ALEXANDER und KREIDL bemerkten, zwar nur ein mangelhaftes Vermögen, das Körpergleichgewicht zu erhalten, besitzen, dass sie aber keinen Drehschwindel haben.

Indem ich hiermit, in Folge der Änderung meiner äußeren Verhältnisse, vorläufig meine Untersuchung und Mittheilung über die Tanzmaus schließe, fühle ich mich gedrungen, Herrn Prosektor Prof. E. MEHNERT, welcher mich nach dem Erscheinen der Arbeit von ALEXANDER und KREIDL zu erneuter Bearbeitung des Themas veranlasste, sowie dem Direktor des Anatomischen Instituts, Herrn Prof. W. ROUX und Herrn Assistent Privatdocent Dr. W. GEBHARDT für ihre freundliche Hilfe meinen besten Dank auszusprechen.

Halle a. S., September 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. Rawitz, Das Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse. Archiv für Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1899.
2. v. Cyon, Ohrlabyrinth, Raumsinn und Orientirung. Archiv für ges. Physiol. Bd. LXXIX. 1900.
3. Alexander und Kreidl, Zur Physiologie des Labyrinthes der Tanzmaus. Ebenda. Bd. LXXXII. 1900.
4. Panse, Zu Herrn Bernhard Rawitz's Arbeit »Das Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse«. Archiv f. Physiol. 1901. Heft 1 u. 2.
5. Alexander, Zur vergleichenden, pathologischen Anatomie des Gehörorgans. Archiv für Ohrenheilkunde. Bd. L. 1901.
6. W. Haacke in: Brehm's Thierleben. Säugethiere. Bd. II. 1890.

Beitrag zur Kenntnis der Purkinje'schen Fäden im Herzmuskel.

Von

Hans Karl Hofmann
(Würzburg).

Mit Tafel XXVII und XXVIII.

Von jeher hat die Struktur und namentlich die richtige, auf entwicklungsgeschichtlicher Basis beruhende Deutung der histologischen Elemente des Muskelsystems den Forschern viele Schwierigkeiten bereitet, und lange ließ eine jetzt von den meisten Autoren angenommene und als richtig anerkannte Erklärung auf sich warten. Es war dies nicht nur die glatte Muskulatur und das Skelettmuskelsystem, in viel höherem Maße war es der Fall beim Herzmuskel und den im Herzen vorkommenden Gebilden, die man den Muskeln zutheilen muss; ich meine die Deutung und histologische, entwicklungsgeschichtliche Erklärung der sogenannten Purkinje'schen Fäden. Diese eben so interessanten als höchst eigenartigen Gebilde habe ich auf Anregung von Sr. Excellenz Herrn Geheimrath Dr. A. v. Kölliker im Folgenden einer genaueren Untersuchung unterzogen.

Zum richtigen Verständnis ihrer Struktur und Beschaffenheit und ihrer ganzen Bedeutung ist es nöthig, die Litteratur über diese vie umstrittenen Gebilde genau zu kennen. Es sei mir desshalb vergönnt, das Wichtigste und Nothwendigste hiervon in aller Kürze mitzutheilen.

Historisches.

Im Jahre 1845 entdeckte Purkinje eigenthümliche, graue Fäden von gallertiger Beschaffenheit unter der serösen Haut des Herzens beim Schaf, dann auch beim Rind, Pferd und Schwein. Diese Fäden, welche nach ihrem Entdecker Purkinje'sche Fäden genannt wurden, fanden ihre erste Beschreibung in Müller's Archiv vom Entdecker

selbst. Nach ihm bestehen sie aus zahlreichen polyedrischen Körnern, die kernhaltig sind und von denen fünf bis sechs Reihen einen Faden bilden. Die Körner selbst sind von muskelähnlichen Membranen umschlossen. Im Querschnitt erscheinen diese als Doppelfasern, die sich zwischen den Körnern befinden und quer gestreift sind wie die Muskeln des Herzens. Die Körner ließen sich nicht isoliren. PURKINJE war geneigt, dieselben für Knorpelgewebe zu halten und die Zwischenmembranen für muskulöses Gewebe. Er findet diese Fäden nicht beim Menschen, Hund, Hasen, Kaninchen und bei der Katze.

Im Jahre 1852 war es v. KÖLLIKER, der zuerst diesen Fäden die richtige Erklärung gab, indem er sie zum Muskelgewebe rechnete. Die Abtheilungen der PURKINJE'schen Fäden — die Körner und die sie nach Ansicht PURKINJE's umgebenden muskulösen Membranen — bezeichnet er als »große, polygonale Zellen mit schönen Kernen, die im Innern, wie es scheint nur an der Wand, eine quergestreifte Masse enthalten, die von der der Herzmuskelfasern nicht zu unterscheiden ist«. Dass diese Zellen wirklich quergestreifte Muskelzellen sind, beweist er ferner dadurch, dass es ihm gelang, am frischen Endocard des Ochsen ihre Kontraktionen unter dem Mikroskope zu beobachten. Derselbe giebt, wie ich gleich jetzt bemerken will, in einer späteren Bemerkung über die PURKINJE'schen Fäden eine Erklärung über ihre Bedeutung, indem er schreibt: »Diese Fäden stellen eine embryonale, aber mit Bezug auf Größe der Zellen eigenthümlich entwickelte Form der Muskelfasern des Herzens dar und zeigen mannigfache Übergänge zu Fasern mit verschmolzenen Zellen.«

Die Thatsache, dass die Fäden zum Muskelsystem in Beziehung stehen, begründet nach A. v. KÖLLIKER THEODOR v. HESSLING in dieser Zeitschrift durch eingehende namentlich chemische Untersuchung. Er findet sie nicht nur im Endocard, sondern auch vereinzelt im Myocard, was auch v. KÖLLIKER bestätigte, und im Pericard. Die Fäden sind nach v. HESSLING Stränge, die aus »Körnern« und einer diese umgebenden Zwischensubstanz bestehen. Die Körner sind solide Körper, durchsichtig, mit scharfem Rand und mehreren Kernen, »die sich durch Theilung vermehren«; er unterscheidet Längsstreifen, die er durch Impression durch das umgebende Gewebe erklärt, und Querstreifen, die er für muskulöse Elemente und zum Theil für Runzeln hält; die periphere Streifung besteht aber aus umgelagerter Muskelsubstanz. Die Zwischensubstanz endlich gehört zum echten Herzmuskelgewebe. Die Züge bilden

mannigfache Durchflechtungen und Netze. Ob die Körner Zellen seien, diese Frage überlässt er der Entwicklungsgeschichte.

Kurz darauf erschien eine Arbeit von C. B. Reichert in Müller's Archiv 1855. Nach seiner Ansicht ist die von Hessling für zwischengelagerte, gewöhnliche Muskelmasse des Herzens gehaltene, quergestreifte Zeichnung »auf die spiegelnden quergestreiften oder auch längsgestreiften Seitenwände der Körperchen selbst« zurückzuführen. Zwischengelagerte Muskelsubstanz giebt es nicht. Die Körper sowie die Purkinje'schen Fäden überhaupt sind gewöhnliche quergestreifte Muskelfasern, die außergewöhnlich kurz, dick und durchscheinend sind; sie zeigen die bei embryonalen, quergestreiften Muskelfasern so häufig vorkommenden Kerne und körnige Beschaffenheit. Die Hüllen oder Scheiden der Fäden sind nur bindegewebiger Natur und stehen mit dem Bindegewebe des Endocard bezw. dem des Pericard und dem des Myocard in kontinuirlichem Zusammenhang. Die kurzen Muskelcylinder selbst sind mit dem einen, abgestumpften Ende gegen die Muskelmasse des Herzens mit dem anderen gegen die elastische Faserschicht des Endocardiums gerichtet. Desshalb glaubt Reichert, dass die Purkinje'schen Fäden einen Tensor endocardii bilden.

Den gleichen Befund führt nach ihm auch F. Leydig in seinem Lehrbuch der Histologie auf.

Einige Jahre später äußerte sich R. Remak über die Purkinjeschen Fäden in einer Abhandlung »Über die embryologische Grundlage der Zellenlehre«. Dieselben sind Muskelfasern im Endocard der Herzkammern bei Schafen und Rindern, sie sind quergestreift und anastomosiren. »Die Kerne liegen nicht zwischen dem Cylinder und dem Sarcolemma an der Oberfläche, sondern im Innern von gallertigen, großen Kugeln, welche die Kontinuität des Cylinders von Stelle zu Stelle unterbrechen, im Übrigen mit dem Sarcolemma in Berührung oder Verbindung stehen. Diese Einrichtung hat offenbar den Zweck, die Leistungsfähigkeit der Muskelfasern des sehr festen und elastischen Endocards so weit herabzusetzen als nöthig ist, um eine vollkommene Entleerung der Herzkammern verhindern zu helfen.«

Im Jahre 1863 erschien eine Arbeit von Ch. Aeby »Über die Bedeutung der Purkinje'schen Fäden im Herzen«. Die quergestreifte, muskulöse Zwischensubstanz Hessling's existirt nach Aeby nicht als solche, sondern ist nur anhaftende Muskelmasse. Er betont ausdrücklich, dass die Querstreifung den Zellen selbst angehört, wie v. Kölliker zuerst erkannt hatte, dass sie also nicht intercellulär, sondern intracellulär ist und zwar meist nur als periphere Auflagerung.

Zwischen zwei an einander liegenden Zellen erkennt er Spalten und Vacuolen. Es bestehen ferner zwischen den Purkinje'schen Fäden und den Herzmuskelfasern sehr innige Beziehungen. Aeby konnte nämlich den Übergang der Fäden in Herzmuskelfasern direkt beobachten. Daraus zieht er den Schluss, dass erstere ein Entwicklungsstadium der letzteren seien; er ist sogar der Ansicht, dass alle Herzmuskelfasern aus den Purkinje'schen Zellen sich entwickeln. Zum Beweise führt er an, dass er »gegliederte Muskelfasern« in allen Lebensaltern der Thiere und des Menschen gesehen habe. Nur bei einzelnen Thieren erhalte sich eben das Bildungsmaterial der Muskelfasern des Herzens in Form der Purkinje'schen Fäden noch in späteren Lebensaltern. Er findet die Fäden nicht beim Menschen und Kaninchen, bei der Hausmaus und dem Maulwurf.

Im Jahre 1866 widmete C. Eberth den Purkinje'schen Fäden einige kurze Bemerkungen in einer Arbeit »Über die Elemente der quergestreiften Muskeln«; er bespricht hierbei ausführlich die Behandlung der Präparate mit Argentum nitricum, die Isolirungsmethoden und die Resultate derselben beim Herzmuskel; dabei kommt er auch auf die Purkinje'schen Fäden zu sprechen: »Die netzförmig verzweigten Muskelbalken des Endocards erscheinen durch schmale Scheidewände einer glänzenden Substanz von dem Aussehen des Gewebskittes, wie er sich z. B. bei den Epithelien findet, in kürzere und längere polygonale Felder getheilt, welche genau den einzelnen Muskelzellen entsprechen. Die Zellen dieser Muskelfäden werden also durch Scheidewände einer Kittsubstanz getrennt und liegen so zu sagen als Ausfüllungsmasse in den Lücken derselben, wie etwa Mauersteine zwischen dem sie verbindenden Mörtel.«

1867 finden die Purkinje'schen Fäden eine sehr ausführliche Beschreibung von Obermeier; er bespricht zuerst das Vorkommen derselben im Herzen und findet sie im Endocard und Myocard, vermisst sie aber im Pericard. »Die für Purkinje'sche Fäden gehaltenen Züge im Pericard erweisen sich als bindegewebige, sehnige Stränge, wie sie auch in anderen sehnigen Häuten gefunden werden. Eben so vermisst er sie im Vorhof und den Herzklappen. Was das Vorkommen bei Thieren betrifft, so findet er sie neu bei der Gans und bei der Taube, vergeblich hat er sie gesucht beim Menschen, Kaninchen, Hasen, bei der Katze und der Maus, ferner beim Frosch. Als Definition eines Purkinje'schen Kornes stellt er folgende auf: »Cylindrische oder ovoide Körper mit hyaliner Achsensubstanz, in der kernartige Körper etc. eingebettet liegen, und peripherischer,

längs- und quergestreifter Rindensubstanz«. Von diesen cylindrischen Körpern — Körner der Autoren — unterscheidet er je nach der mehr muskulösen, kernlosen oder der mehr hyalinen, kernhaltigen Beschaffenheit der Körner drei verschiedene Arten. Eine Zwischensubstanz kann OBERMEIER nicht anerkennen, er führt sie auf optische Täuschung zurück und bringt hierfür Beweise. Dagegen besteht eine bindegewebige Scheide, indem die Fäden in einem lamellösen Gerüst von Bindegewebe liegen, das keine Querstreifung zeigt. Verfolgt man die Fäden bis zu ihren Endigungen, so erkennt man den Übergang in gewöhnliche Herzmuskeln. Doch hält OBERMEIER die Entwicklung der Herzmuskelfasern aus diesen Fäden nicht für genügend erwiesen.

M. LEHNERT bestreitet in seiner 1868 erschienenen Arbeit »Über die PURKINJE'schen Fäden« das Vorkommen derselben bei einer ganzen Reihe von Thieren, bei denen frühere Forscher sie gefunden hatten, und erklärt diese für andere Bildungen. »Denn zu dem Begriff eines PURKINJE'schen Fadens gehört nach seiner Ansicht das Bestehen aus einzelnen, von einander isolirbaren Körnern.« Er findet sie nur beim Rind, Schaf, Ziege, Pferd, Schwein und Reh, und zwar nur im Endocard und Myocard, nicht aber im Pericard. Er kommt zu dem Schluss, dass »in den PURKINJE'schen Fäden zahlreiche, netzförmig angeordnete, sich vielfach durchkreuzende und durchflechtende Züge quergestreifter Muskelfibrillen vorhanden sind, deren Maschen von den PURKINJE'schen oder HESSLING'schen Körnern ausgefüllt sind«. Die Hauptbestandtheile der PURKINJE'schen Fäden sind nach ihm die quergestreiften Muskelfibrillen — die Zwischensubstanz — die theils peripher, theils central von den Körnern verlaufen, so dass die centralen die Fortsetzung der peripheren sind. Sie entspringen aus der Herzmuskulatur und verlaufen wieder als Muskelbündel weiter, nachdem sie die Maschen für die Körner gebildet haben. In den Lücken befindet sich eine hyaline, gallertige Substanz, Muskelkerne, Pigmentkörnchen und Fetttröpfchen. Diese hyaline Masse mit den Muskelkernen ist nach der Entwicklungsgeschichte der Überrest des zur Bildung des PURKINJE'schen Fadens verwendeten Bildungsmaterials. Von seinem Standpunkte aus betrachtet, sind die PURKINJE'schen Fäden nichts weiter als Züge gewöhnlicher Muskelsubstanz, bei denen die sonst übliche Anordnung in Bündel ganz verschwindet und die sich nach allen Richtungen hin durchkreuzen und durchflechten, die ferner zahlreiche Muskelkerne und fast überall noch Überreste der im embryonalen Zustande reichlicher vorhanden gewesenen eiweißartigen Substanz haben.

S. STRICKER referirt in seinem »Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere« (1871) über die hauptsächlichsten Streitpunkte bei der Textur der PURKINJE'schen Fäden, stellt sich aber auf die Seite derer, die »jedes Korn für eine Muskelzelle ansehen, an welcher (als embryonales Stadium) nur die peripherischen Schichten zu kontraktiler Substanz umgewandelt sind«. Ihre Bedeutung näher und genauer darzulegen, ist Sache der Entwicklungsgeschichte.

Das im Jahre 1876 erschienene Lehrbuch der allgemeinen und mikroskopischen Anatomie von W. KRAUSE brachte eine kurze Bemerkung über die PURKINJE'schen Fäden. »Es sind sekundäre, aus Reihen von polyedrischen, auf embryonaler Entwicklungsstufe stehen gebliebenen, kontraktilen (KÖLLIKER, 1852) Muskelzellen zusammengesetzte Muskelbündel, deren Zellen nur an ihrer Peripherie quergestreift sind, während in der Achse, woselbst auch der Kern sitzt, die Sonderung des kontraktilen Protoplasma in anisotrope und isotrope Substanz gar nicht oder nur in Form einzelner, eingelagerter Muskelkästchenreihen eingetreten ist.« Er findet sie nicht beim Menschen, Kaninchen etc. und niederen Wirbelthieren.

Während bis jetzt sämmtliche Forscher die PURKINJE'schen Fäden beim Menschen vermissten, erwähnt HENLE 1876 in seinem Handbuch der Gefäßlehre des Menschen auch deren Vorkommen beim Menschen. Er schreibt p. 63: »Unter dem Endocardium kommen beim Menschen in den ersten Lebensmonaten, bei manchen Thieren auch im erwachsenen Zustande Netze grauer Fäden vor, von PURKINJE entdeckt und nach ihm benannt, welche aus an einander gereihten kürbiskernförmigen Zellen bestehen, in denen KÖLLIKER einen quergestreiften, dem animalischen Muskelgewebe ähnlichen Inhalt erkannte.« Sie scheinen neue, in Bildung begriffene Schichten des muskulösen Theils der Herzwand zu sein.

1877 kam eine kurze Notiz von C. GEGENBAUR über das Vorkommen der PURKINJE'schen Fäden (Morphologisches Jahrbuch, 3. Band 1877). Er findet sie im Herzen eines 15jährigen Menschen und zwar nicht nur im Endocard, sondern auch im Innern des Myocards. Er fasst sie als in eigenthümlicher Richtung entwickelte Elemente des Herzmuskels auf. Auffallend ist nach ihm, dass das sonst im Innern einer normalen Myocardzelle reducirte Protoplasma hier ein so bedeutendes Volum besitzt. Anstatt Abnahme zu zeigen mit der Differenzirung einer kontraktilen peripherischen Schicht, ist eine Vermehrung der indifferenten Zellsubstanz, und damit auch eine Vergrößerung des Kerns erfolgt.

1886 war es R. Schmaltz, welcher sich mit der Frage der Purkinje'schen Fäden beschäftigte. Er hält die Entwicklungsgeschichte als die unentbehrliche Basis für die Entscheidung der Bedeutung dieser Fäden. Er findet sie bei allen Haussäugethieren und glaubt, dass sie ein eigenartiges, muskulöses Organ bilden oder, ohne selbst Muskelzellen zu sein, nur mit Muskelfibrillen in Verbindung treten derart, dass diese Fibrillen Stränge zwischen den Zellen darstellen und auch den fibrillären Belag der Zellen ausmachen. Diese beiden Arten von Fibrillen, die Belegfibrillen und die intercellulären, stammen aus dem Myocard. Nach diesen Untersuchungsresultaten ist Schmaltz der Ansicht, dass die Purkinje'schen Zellen ein besonderes Organ mit muskulöser Wandung darstellen, vielleicht einen muskulomotorischen Endapparat, jedenfalls aber für die Thätigkeit des Herzens wesentlich seien.

L. Ranvier widmet in seinem 1888 erschienenen technischen Lehrbuch der Histologie den Purkinje'schen Fäden einen besonderen Abschnitt. Er findet sie beim Ochsen, Schaf, Schwein, bei der Ziege und einer Reihe anderer Thiere. Betrachtet man frische Präparate von Purkinje'schen Zellen, denen man Jodserum zusetzt, so erscheinen die Fasern aus polyedrischen Zellen zusammengesetzt, »die neben einander liegen wie in einem platten Epithel«. An den Rändern dieser Zellen sieht man Längs- und Querstreifung, in der Mitte eine körnige Protoplasmamasse, in der man einen oder zwei ovale Kerne sieht. An den isolirten Fäden erscheint zwischen zwei benachbarten Zellen eine Längs- und Querstreifung; wegen des innigen Zusammenhangs der sich berührenden Zellen kann man die Grenze zweier Zellen nicht bestimmen; es scheint, als ob diese Zellen von einem Netz von Muskelfasern umschlossen seien; doch sieht man auch auf der freien Oberfläche Längs- und Querstreifung, die deutlich der Zelle angehörig erscheint. Die Dicke der gestreiften Schicht ist an der freien Fläche geringer als an den Verbindungsflächen, die Grenze der beiden Flächen findet sich nicht am Rand der Purkinje'schen Faser, sondern tiefer. Dabei kommt es vor, dass einzelne Zellen abgezupft werden, welche dann sehr deutlich gestreift sind und deren Kerne eine körnige Masse umgiebt. Jeder Zweifel in Bezug auf die Anwesenheit einer gestreiften Zwischensubstanz muss schwinden, sobald man die einzelnen Zellen isolirt durch 40% Kali caust. Die Faser zerfällt dabei in Schollen, deren jede einer Zelle entspricht, und mit ihr einen entsprechenden Theil der gestreiften Substanz in sich fasst. Diese Beobachtung stürzt die Ansicht Aller um, die

behaupten, dass die gestreifte, peripherische Substanz ein unabhängiges muskulöses Netz bilde, in dessen Maschen die PURKINJE'schen Zellen einfach eingeschlossen wären. An Übersichtspräparaten, die man nach Einwirkung von verdünntem Alkohol und Färbung mit Karmin Pikrokarmin oder Hämatoxylin erhält, konstatirt RANVIER, dass ein Übergang der PURKINJE'schen Fäden in die Herzmuskelfasern stattfindet. Zum Schlusse kommt er zur Erklärung der PURKINJE'schen Fäden. »Die sich entwickelnden gestreiften Muskelfasern der Säugethiere bestehen aus einem körnigen Protoplasmacylinder, welcher Kerne enthält und an seiner Oberfläche eine gestreifte Schicht zeigt, die allmählich an Dicke zunimmt, in dem Maße, als die centrale Protoplasmamasse verschwindet. Es folgt daraus, dass ein embryonales Primitivbündel als eine verlängerte, bloß an ihrer Oberfläche gestreifte Zelle betrachtet werden kann. Dies ist aber die Zusammensetzung einer PURKINJE'schen Zelle.« Desshalb stimmt RANVIER KÖLLIKER bei und hält die Fäden für Reihen in ihrer Entwicklung aufgehaltener Muskelzellen; sie würden demnach embryonale Herzmuskelfasern darstellen.

Im nämlichen Jahre erschien das Lehrbuch der Gewebelehre von C. TOLDT, in welchem die PURKINJE'schen Fäden kurz erwähnt werden. TOLDT giebt unter Anderem an, dass die Zellen zum Theil aus leicht quergestreiftem Inhalt bestehen, von Strecke zu Strecke aber durch wohl charakterisirte Muskelsubstanz ersetzt werden. »Häufig scheinen diese Zellen ganz von einer Schicht quergestreifter Substanz umschlossen.« Die Bedeutung ist noch völlig unklar.

E. A. SCHÄFER bezeichnet 1893 in QUAIN's elements of anatomy die ganze Anordnung der Fäden als ein Netzwerk von sich durchflechtenden Muskelfibrillen, dessen Maschen ausgefüllt sind von polygonalen Zellen. Diese Muskelfibrillen findet man an der Peripherie einer jeden Zelle, sie umgeben letztere und verbinden sie mit benachbarten Zellen. Er erklärt die Zellen als eigenthümliche, in der Entwicklung aufgehaltene Bildungen.

Nur kurz erwähnt sind die PURKINJE'chen Fäden im 1895 erschienenen Lehrbuch der Histologie von A. BÖHM und M. VON DAVIDOFF. Sie sind der Ansicht, dass die genannten Fäden aus Zellen bestehen, die dadurch bemerkenswerth sind, »dass ihr Protoplasma nur zu geringen Theilen, und zwar an der Peripherie kontraktile, quergestreifte Substanz gebildet hat. Sie kommen bei einigen Thieren zahlreich vor, seltener beim Menschen«.

M. DUVAL bespricht die PURKINJE'schen Fasern ausführlicher in

seinem 1897 erschienenen Lehrbuch; er findet sie beim Rind, Schwein und Schaf, nicht aber beim Menschen. Er erklärt ausdrücklich, dass die gestreiften Fibrillen nicht zwischen den Zellen gelagert sind, sondern den Zellen selbst angehören, indem sie deren Randschicht bilden. Die Zellen hält er für in der Entwicklung zurückgebliebene Elemente; er erkennt ferner Übergänge von den PURKINJE'schen Fäden in Herzmuskelfasern, sogar solche Fäden, die die gewöhnliche Herzmuskelfaser nur streckenweise zu unterbrechen scheinen.

Im Jahre 1898 erschien eine Arbeit von R. MINERVINI »Particolarità di struttura delle cellule muscolari del cuore«. Er findet die Fäden nicht beim Menschen, nur beim Kalbe, dem Lamm und der Ziege, sie fanden sich unter dem Endocard, mitunter isolirt, meistens in Gruppen vereinigt oder zu Ketten, auch im Myocardium selbst. Die Muskelfasern bilden die direkte Fortsetzung der PURKINJE'schen Zellen. Von RANVIER's Ansicht, der, wie oben schon erwähnt, im Wesentlichen VON KÖLLIKER's Auffassung gefolgt ist, kann sich MINERVINI nicht überzeugen. Dass diese Zellen in ihrer Entwicklung stehen gebliebene Muskelzellen sind, hält er für nicht richtig, da bei der Entwicklung einer Muskelzelle solche Formen nicht vorkämen. Eben so wenig kann er sie mit SCHMALTZ für besondere Organe halten; er erklärt sie als muskulöse Elemente und zwar als hydropische Formen der gewöhnlichen Muskelzellen, oder auch für nicht vollkommen ausgebildete Zellen, die ohne Funktion sind.

Die neueste Arbeit über die PURKINJE'schen Fäden ist die von H. HOYER, »über die Kontinuität der kontraktilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen«. Nach längeren Darlegungen über Methoden und Präparate kommt er schließlich zu folgendem Urtheil: »Die PURKINJE'schen Zellen stellen in Entwicklung begriffene muskulöse Elemente dar, die in ihrem Längswachsthum behindert worden sind, und sich daher mehr in die Breite und Dicke entwickelt haben. Nichtsdestoweniger haben sich in denselben kontraktile Fibrillen ausgebildet, welche an der Peripherie der Zellen gelagert von Zelle zu Zelle ununterbrochen verlaufen. Die Verlaufsrichtung der Fibrillen entspricht der Anordnung der Zellen zu Strängen, dabei ist es noch nicht ausgeschlossen, dass auch Fibrillen in die seitlich liegenden Nachbarzellen übergehen und in ihrer Anlage den zwischen echten Herzmuskelzellen bestehenden Anastomosen entsprechen. Die Fibrillen bilden allein die Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Zellen, während letztere im Übrigen, besonders in ihren axialen Theilen von einander getrennt bleiben. Bei fortschreitendem Wachsthum des

Herzens gehen die PURKINJE'schen Zellen allmählich, namentlich in den tieferen Lagen, in Herzmuskelzellen über.«

Eigene Untersuchungen.

Was den makroskopischen Befund betrifft, so kann ich mich hier sehr kurz fassen; er ist sehr genau und sehr ausführlich in den Abhandlungen von OBERMEIER und anderen Autoren angegeben und kann ich diese Angaben voll und ganz bestätigen. Schwieriger ist der mikroskopische Befund sowie die richtige Deutung der histologischen Bilder. Dieser mikroskopische Befund war es, der bei den Autoren zwei, einander so entgegengesetzte Ansichten hervorrief: die einen, an ihrer Spitze VON KÖLLIKER, erkennen die Fäden als Muskelzellenreihen mit quergestreifter Wand und schönem Kern in der Mitte, die anderen nehmen zwei Bestandtheile an: quergestreifte Zwischensubstanz und eingeschlossene Zellen. Noch mehr gehen die Ansichten aus einander in Bezug auf die Bedeutung der PURKINJE-schen Fäden. Während eine Anzahl von Forschern dieselben als in der Entwicklung stehen gebliebene Zellen auffasst, hält sie SCHMALTZ für eigene Organe, andere für wieder etwas Anderes. Auch über das Vorkommen derselben im Herzen und Vorkommen bei Thieren scheint keineswegs eine einheitliche Ansicht zu bestehen. Indem ich mich mit dem letzterwähnten Punkte zuerst befasse, gehe ich zu dem histologischen Befund meiner eigenen Untersuchung über.

I. Vorkommen der Purkinje'schen Fäden.

Was das Vorkommen der PURKINJE'schen Fäden im Herzen betrifft, so sind, wie aus dem Studium der Litteratur hervorgeht, fast alle Autoren einig, dass sie sowohl im Endocard als auch im Myocard vorkommen. Dagegen werden sie als im Pericard vorkommend von manchen gar nicht erwähnt, von manchen nicht als PURKINJE'sche Fäden erkannt und gehalten. So sagt OBERMEIER in seiner Abhandlung: »Über Struktur und Textur der PURKINJE'schen Fäden«: »In dem visceralen Blatt des Pericardium beobachtet man zwar feine Züge von Fäden, die sogar stärker über die Oberfläche vorspringen; doch haben dieselben einen mehr gestreckten, nicht so häufige und charakteristische Netze bildenden Verlauf. Sie scheinen desshalb bereits dem unbewaffneten Auge eine andere Bedeutung zu haben als die Fäden des Endocards, und dies bestätigt sich auch bei Untersuchung schon mit Hilfe schwacher Vergrößerung. Die im Pericard

gesehenen Züge erweisen sich als bindegewebige, sehnige Stränge, wie sie auch in anderen sehnigen Häuten vorkommen.« Durch Untersuchung einer großen Anzahl von Präparaten verschiedener Thiere, bin ich in der Lage gewesen, PURKINJE'sche Fäden sowohl im Endocard und Myocard als auch im Pericard nachzuweisen. Die Wahrnehmung OBERMEIER's, dass es sich nur um bindegewebige Stränge handle, habe ich nicht machen können. Vielmehr waren es Fäden derselben Art und von derselben histologischen Beschaffenheit, wie es die Fäden im Myocard und Endocard sind, dieselben Stränge von Zellen, quergestreift mit deutlichen Kernen und allen Stufen der Entwicklungsform wie in den anderen Theilen auch. Die Präparate waren Durchschnitte durch die ganze Herzwand verschiedener Thiere.

Was die Häufigkeit ihres Vorkommens betrifft, so schien es mir, dass am zahlreichsten diese Fäden dicht unter dem Endocard vorkommen, von wo aus, wie die Autoren berichten, sie sich gegen das Myocard vorschieben und in dieses eindringen. Aber auch unabhängig von diesen sieht man mitten im Myocard der verschiedensten Thiere diese Zellengruppen, allerdings in etwas weniger häufiger Zahl als im Endocard. Im Pericard stehen sie an Häufigkeit etwa zwischen Endocard und Myocard.

PURKINJE entdeckte seine Fäden, wie bekannt, im Herzen des Schafes; dann fand er sie auch beim Rind, Pferd und Schwein. Diesen Befund bestätigt AEBY und fügt als neu hinzu Hund, Katze, Igel, Marder und Huhn. OBERMEIER findet sie neu bei der Gans und Taube. Vermisst wurden sie bis zum Jahre 1867 beim Menschen, Kaninchen, Maus, Maulwurf (AEBY), Katze, Hasen und Frosch (OBERMEIER). Die Meinungen der späteren Forscher sind sehr verschieden. Während LEHNERT die PURKINJE'schen Fäden nur beim Schaf, Rind, Ziege, Schwein, Pferd und Reh anerkennt, bei den übrigen Thieren nicht, obgleich er behauptet, auch bei anderen Thieren die von den Autoren beschriebenen Fäden gesehen zu haben, aber nicht als PURKINJE'sche Fasern anerkennt, schreibt SCHMALTZ, er habe sie bei allen Säugethieren gefunden. HENLE und GEGENBAUR behaupten sogar, sie auch beim Menschen gesehen zu haben. Der Vollständigkeit halber habe ich auch von den verschiedensten Thieren Schnitte gefertigt und untersucht, ohne dass ich zu der Überzeugung hätte gelangen können, dass es von principieller Wichtigkeit sei, bei allen möglichen Thieren dieselben aufzusuchen. Denn ich bin zu der Ansicht gekommen, dass sie wohl bei allen höheren Thieren vorkommen können, wenn es auch nicht immer gelingt, dieselben in jedem Prä-

parate und in allen Stadien und zu jeder Zeit nachzuweisen. Auch das Vorkommen beim Menschen hätte, von diesem Standpunkte aus betrachtet, nichts Befremdendes, eben so aber auch nicht ihr häufigeres Fehlen. Ich habe sie gefunden bei Rindsembryonen verschiedener Größe, beim Kalb, beim ausgewachsenen Rind, beim Kaninchen, bei der Ratte, bei der Maus, bei der Taube, beim Hühnchenembryo und hauptsächlich und am schönsten entwickelt beim Schaf. Von menschlichen Embryonen und auch von einem 27jährigen Menschen habe ich ebenfalls Serien von Herzpräparaten untersucht, aber es ist mir in keinem Fall gelungen, vollkommen beweisende Stellen von PURKINJE'schen Zellen zu finden. Man hat sich hierbei namentlich zu hüten, PURKINJE'sche Zellen mit den verschiedenen schräg-, quer- oder längsgetroffenen Herzmuskelfasern zu verwechseln. Da die Herzmuskelfasern sich so vielfach durchflechten, kommen oft zwischen lauter längsgetroffenen Fasern breite, runde Zellgruppen vor, die den PURKINJE'schen Zellen äußerst ähnlich, leicht geeignet sind, eine Täuschung hervorzurufen, aber nichts Anderes als Durchschnitte quergetroffener Herzmuskelfaserbündel vorstellen.

II. Isolirungsfähigkeit.

Zur Entscheidung der Frage betreffs der zelligen Natur ohne Zwischensubstanz oder mit Zwischensubstanz halte ich im Wesentlichen EBERTH's Anschauungen für richtig. Auch ich bin mit EBERTH und RANVIER der Ansicht, dass am einfachsten und deutlichsten die strittige Frage entschieden werden kann durch Isolirung. Ich habe desshalb von Kaninchen- sowohl als auch von Kalbsherzen Stücke in 33% Kali caustic. gelegt und sie dann nach einigen Stunden frisch untersucht. Ich konnte hierbei konstatiren, dass die Herzmuskelzellen alle schon isolirt waren, von selbst, ohne künstliche Hilfe. Die PURKINJE'schen Zellen dagegen waren noch fest beisammen. Es zeigt dies, da es an allen untersuchten Stücken der Fall war, dass die PURKINJE'schen Zellen fester zusammenhaften und inniger verbunden sind. Übte man aber einen gelinden Druck auf das Deckglas aus, oder brachte man mechanisch eine Erschütterung herbei, so fielen sie in einzelne Stücke aus einander. Dasselbe beobachtete man auch bei Stücken, die länger in Kali caustic. lagen, von selbst.

Die Stücke, die hier vorlagen, waren spindelförmige, ovale Zellen mit schönen Kernen, in deren Umgebung das Protoplasma etwas gekörnt erschien. Die Zellen zeigten am Rande deutliche Querstreifung, auch war eine feine Längsstreifung zu konstatiren. Stellte man aber

den Focus des Mikroskops höher ein, so sah man, dass die erwähnte Streifung über die ganze Zelle hinwegging. Zu beweisen wäre nun noch, ob die ovalen, von mir eben als Zellen bezeichneten Stücke nur Zellen sind oder ob ihnen die von manchen Autoren beschriebene Zwischensubstanz noch anhafte, die vielleicht beim Isoliren aus einander gerissen worden wäre und den Zellen gleichsam als Belag aufliege. Dazu stellte ich nach dem Vorgang von C. Eberth Präparate mit Argentum nitricum her, um die Zellgrenzen deutlich zu machen und fand in Übereinstimmung mit demselben, dass die durch Kali caustic. isolirten Zellen in Form und Aussehen genau den mit Silber abgegrenzten entsprechen. Auch stellten die Silbergrenzen einfache Linien dar, von Zwischensubstanz war nichts wahrzunehmen. Beim nachherigen Zusetzen von Kali caustic. zerfielen die Zellgruppen in einzelne Zellen, alle versehen mit dem Silberrand — ein Beweis dafür, dass die isolirten Zellen genau den Zellen im Silberpräparat entsprachen. Zwischensubstanz fehlte auch hierbei vollständig. Daraus, dass bei den Silberpräparaten Zelle an Zelle stößt und dass diese Zellen beim Behandeln mit Isolirungsmitteln in einzelne Zellen zerfallen, bei denen die Querstreifung nur an die Zelle gebunden ist, muss man den Schluss ziehen, dass eine solche Zwischensubstanz nicht existirt, und denen zustimmen, die eine solche leugnen.

Man kommt desshalb zu dem Schluss, dass die Purkinje'schen Fäden in der That, wie A. v. Kölliker zuerst gezeigt hat, aus Reihen von Muskelzellen mit quergestreifter Randzone und schönen Kernen bestehen und nicht Zellen darstellen, die in eine gestreifte Zwischensubstanz eingebettet sind. Die Bestätigung dieser Thatsache, die schon von vielen Autoren angegeben wurde, war nöthig gemacht worden, einestheils um die gegentheilige Meinung zu bekämpfen, anderentheils schien es mir geboten, diese grundlegende Thatsache, die auch in der Entwicklungsgeschichte eine Rolle spielen muss, als Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen gleich hier festzustellen.

III. Übergang der Purkinje'schen Fäden in normales Herzmuskelgewebe.

Dass die Purkinje'schen Fäden in gewöhnliche Herzmuskelfasern übergehen, ist eine seit A. v. Kölliker und Th. v. Hessling bekannte und fast von keinem Autor geleugnete Thatsache. Auch mir ist es in ungezählten Fällen gelungen, an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten diesen Übergang direkt zu sehen. Man bemerkt leicht, dass die Purkinje'schen Zellen allmählich ihre Gestalt ändern,

indem sie statt der mehr spitzen Enden ein breiteres Ende haben und im Ganzen länger geworden sind. Sodann nehmen sie immer mehr Rechteckform an, und auf diese folgen Zellen mit schiefen Absätzen, wobei dieselben im Ganzen schmaler und länger geworden sind. Darauf kommen solche, die sich in nichts unterscheiden von den gewöhnlichen Herzmuskelzellen, mit denen sie auch weiterhin zusammenhängen und anastomosiren. Hierbei möchte ich auf einige Abbildungen verweisen, welche genau nach Präparaten gezeichnet sind, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. In der Zeichnung 1, welche einer Vergrößerung mit Ocular I Objektiv 3 eines Leitz-schen Mikrokops entspricht, sehen wir einen Strang Purkinje'scher Zellen, welche im Endocard des Herzens liegen. Die Zellen sind in der Mitte des Stranges von rundlicher Gestalt, wie die gewöhnlichen Formen der Purkinje'schen Zellen. Dann sieht man obengenannte Veränderungen sogar nach beiden Seiten auftreten, bis die Zellen endlich in gewöhnliche Herzmuskelfasern übergehen. Man sieht daraus, dass die Fäden nicht immer nur nach einer Seite hin in Herzmuskelfasern sich fortsetzen, sondern öfters auch nach beiden Richtungen hin, also gleichsam in den Verlauf der Herzmuskelfasern eingeschoben erscheinen. Genauer sehen wir die Verhältnisse in Abbildung 2 gezeichnet (Ocular I, Objektiv 7), welche die Verhältnisse desselben Präparates (Schaf *e* 4), jedoch bei starker Vergrößerung, darstellt, nämlich den Übergang nach oben hin. Die Zeichnung beginnt mit den schon rechteckigen Zellen, die im Mikroskop so eingestellt sind, dass die Querstreifung nur außen an der Peripherie zu sehen ist, im Innern dagegen jene homogene, gleichmäßige Masse, welche schon vielen Autoren bekannt war. In letzterer sehen wir, wie ich gleich hier bemerken will, schöne, große Kerne, auf deren Verhalten ich später ausführlicher zurückkomme, in vielen Zellen sogar zwei Kerne. Die quergestreifte Substanz tritt nach oben hin mehr in den Vordergrund, und ist jene homogene Innenmasse mehr auf die nächste Umgebung des Kernes beschränkt, so dass diese Zellen thatsächlich den Herzmuskelzellen immer ähnlicher werden, schließlich ihnen vollkommen gleichen, ein Übergang, wie er deutlicher und in den einzelnen Phasen genauer kaum zu sehen ist. Weniger gut letztere feineren mikroskopischen Verhältnisse zeigend stellt Fig. 3 (von einem Rindsembryo, Ocular I, Objektiv 7) mehr eine Übersicht dar über die äußere Formveränderung der Zellen. Zugleich hat man hier embryonale Verhältnisse. Man sieht ganz oben die charakteristischen rundlich-ovalen Zellen mit ihren großen Kernen;

die Form wird dann mehr rechteckig und schmaler, und endlich kommen immer deutlicher die Gestalt von Herzmuskelfasern zeigende Zellen mit deutlicher Querstreifung und ganz schmaler homogener Masse, aber immer noch großen Kernen.

Doch dieser Übergang von PURKINJE'schen Zellen in Herzmuskelfasern ist nicht das Einzige, was sich beobachten lässt. Bei einer Durchmusterung meiner Präparate sah ich in zahlreichen Fällen sowohl auf Längs- als auf Querschnitten von Serienpräparaten, dass die PURKINJE'schen Zellen in Herzmuskelfasern übergehen, dass aber auch die PURKINJE'schen Fäden in toto sich in ganze Herzmuskelbündel fortsetzen. Freilich gelingt es nicht, nachzuweisen, dass alle Herzmuskelbündel mit PURKINJE'schen Zellen in Verbindung stehen. Wenn man unbefangen die Herzmuskelfasern betrachtet, so kommt man auf den Gedanken, als ob zwei verschiedene Arten von solchen beständen; eine dunkel erscheinende, mehr gestreifte mit kleineren Kernen und eine hellere mit großen Kernen. Diese letztere Art fand ich nun im Zusammenhang mit den PURKINJE'schen Fäden.

Zum Nachweise dieses Überganges von ganzen PURKINJE'schen Fäden in ganze Herzmuskelbündel möchte ich nun zwei Abbildungen geben, einen Längs- und einen Querschnitt. Auf dem Längsschnitt aus einem Kalbsherzen (Fig. 4, Kalb I 12, Ocular I Objektiv 7) sieht man viele PURKINJE'sche Zellen in ihren Übergangsstadien zu Herzmuskelfasern, so dass sie ganze Bündel solcher bilden, die in weiterem Verlaufe in echte Herzmuskelfaserbündel übergehen, die noch weithin zu verfolgen sind. Das linke Bündel stellt ganz oben bereits normale Herzmuskulatur dar, das rechte unten; zum besseren Vergleiche habe ich auch nebenanliegende Herzmuskelfasern der oben erwähnten helleren Art zeichnen lassen. Beide aus PURKINJE'schen Zellen hervorgegangenen Bündel bilden auch eine Anastomose ganz wie gewöhnliche Herzmuskelfasern auch. Was wunderbar erscheint, ist, dass diese Anastomose noch in dem Theil stattfindet, der deutlich das Gepräge PURKINJE'scher Zellen zeigt. Eine Ergänzung und Bestätigung bildet der Querschnitt, der aus einem Schafherzen stammt (Fig. 5, Schaf *g* 3, Ocular III, Objektiv 7). Man erkennt auf demselben leicht die PURKINJE'schen Zellen, zu einem Faden an einander gereiht. Dieser Faden theilt sich in zwei dünnere Züge, aus welchen wiederum je ein Herzmuskelbündel hervorgeht. Der linke Zug theilt sich wieder in zwei noch kleinere Theile, aus denen jedoch, wie es scheint, nur Fasern hervorgehen. Doch lässt sich dies mit Gewissheit nicht behaupten, da das zweite Bündel eventuell in eine andere

Schnittrichtung gefallen sein könnte. Bei *b* sieht man noch ein kleineres Herzmuskelbündel hereinragen, das an der einen Ecke ebenfalls PURKINJE'sche Zellen zeigt, an die sich das ganze Bündel anschließt. Auch ganz oben bei *c* finden wir ähnliche Verhältnisse. Viele Präparate zeigen diesen Übergang der PURKINJE'schen Fäden in ganze Herzmuskelbündel, jedoch habe ich nur diese beiden ausgewählt, weil sie meiner Ansicht nach die Verhältnisse zur Genüge zeigen.

Werfen wir noch einen Blick auf die oben genauer beschriebenen Übergangsformen der PURKINJE'schen Zellen, so sehen wir, dass sie noch heller sind als die fertigen Herzmuskelzellen, was damit zusammenhängt, dass die innere homogene Masse noch verhältnismäßig reichlich vorhanden, die quergestreifte Wand dagegen schmal und dünn ist. Ferner sind diese Zellen auch breiter und kürzer. Wenn man nun beliebige Präparate von Herzmuskeln betrachtet, so trifft man öfters Bündel von Zellen, welche diesen Übergangszellen äußerst ähnlich erscheinen, während bei anderen Bündeln dies nicht der Fall ist. Daraus schließe ich, dass die oben zuerst genannten Muskelbündel den aus PURKINJE'schen Fäden hervorgegangenen entsprechen, während die anderen gewöhnliche Herzmuskelfasern bilden.

IV. Bau der Zellen.

Wenden wir uns nun den einzelnen Formen der Zellen zu, so sehen wir, dass dieselben von rundlich-ovaler Gestalt sind und sich durch ihre Größe auszeichnen. Das Protoplasma besteht aus zwei Bestandtheilen, jener öfters schon erwähnten homogenen Masse und einer Wandschicht von quergestreifter Muskelsubstanz. Mit letzterer Schicht grenzt Zelle direkt an Zelle, wie sich aus den Isolationspräparaten wie auch aus den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten ergiebt. Achtet man auf die genauere Beschaffenheit dieser muskulösen Wand, so sieht man, dass sie wie jeder andere Muskel aus Fibrillen besteht. Das Verhalten der Fibrillen ist nun ein derartiges, dass sie nicht an der Zellgrenze enden, sondern kontinuirlich von Zelle zu Zelle gehen. Ich habe mich davon des öftern überzeugen können, sowohl in gefärbten als ungefärbten Präparaten. Dieses eigenthümliche Verhalten scheint mir jene Zähigkeit des Aneinanderhaftens der PURKINJE'schen Zellen zu erklären, welches ich oben bei der Besprechung des Isolirens als eigenartig bezeichnet habe. In letzterer Zeit haben VON EBNER, H. HOYER und M. HEIDENHAIN das nämliche Verhalten der Fibrillen theils bei den PURKINJE'schen Fasern, theils bei den Herzmuskelfasern

überhaupt beschrieben, und bin ich bei meinen Untersuchungen zu dem gleichen Resultat gekommen. Im Wesentlichen herrscht bei den Zellen eine Querstreifung vor, doch ist eine feine Längsstreifung nicht zu verkennen. Während nun diese die ganze Zelle umfassende gestreifte Schicht viel des Interessanten und Neuen zeigt, ist der Hauptbestandtheil der Zellen, jene oben erwähnte homogene Schicht von ganz indifferentem, gleichmäßigem Bau. Sie erscheint uns fast in allen Zellen als ein heller, durchsichtiger Hof von ovaler Gestalt, um den Kern der Zelle gelagert. Sie bildet den größten Theil der Zelle bei denjenigen Formen, die den eigentlichen PURKINJE'schen Zellen entsprechen, während sie sich in den Übergangszellen zu Gunsten der quergestreiften Muskelwand verringert.

Die Kerne der PURKINJE'schen Zellen stellen äußerst chromatinreiche, große, runde Körper dar, die in der homogenen Masse gelegen sind. Auf die Struktur und den Bau derselben hier näher einzugehen, würde mich zu weit führen. Ich will nur erwähnen, dass jede Zelle nicht immer nur einen Kern besitzt, sondern dass die zweifache Anzahl das ungleich Häufigere bildet, ja, man kann drei bis vier Kerne in einer Zelle zu sehen bekommen. Dabei ist aber keineswegs das Volum dieser Kerne geringer, als wenn nur ein Kern vorhanden wäre; auch ist das Chromatingerüst das gleiche.

Erscheint es schon von vorn herein wunderbar, dass Zellen, die in der Entwicklung stehen geblieben oder zurückgeblieben sein sollen, solche Kerne besitzen, so muss es noch mehr Staunen erregen, dass diese Kerne keineswegs ruhen, sondern vielfach in lebhafter Theilung begriffen sind. Von dieser Theilung, die man in den Präparaten sehr häufig findet, sind zwei Arten zu unterscheiden: eine amitotische und eine mitotische. Erstere ist häufiger, letztere seltener. Ich möchte hierzu mehrere Zeichnungen bringen, die genau nach Präparaten gefertigt sind. Die beiden ersten stammen von einem Rindsembryo, der 13 cm lang ist (Fig. 6 und 7). Man sieht mitten unter den PURKINJE'schen Zellen Zellen liegen, deren Kerne sich in Theilung befinden und zwar deutliche Mitosen darstellen, etwa das Stadium eines Muttersternes. Doch wie gesagt, sind Amitosen viel häufiger und in jedem Präparate zu sehen. So sieht man zuerst die Kerne etwas größer werden und das färbbare Gerüst an Menge zunehmen. Auf dieses Stadium folgt ein zweites, in welchem der Kern sich schon getheilt hat, aber die beiden Kerne noch zusammenhängen (siehe Zeichnung 8—18). Allmählich trennen sich die Kerne von einander, indem sie in der homogenen Protoplasmazone gelegen aus

einander rücken; diese selbst tritt dabei deutlicher hervor und nimmt an Helle zu. Sodann schnürt sich die Protoplasmamasse etwas ein, wird annähernd biskuitförmig, so dass man zwei helle Höfe in der Umgebung der Kerne sieht, die durch eine Querbrücke in Verbindung mit einander stehen. Diese Verbindungsbrücke ist Anfangs noch breit; je mehr aber die Kerne sich entfernen, desto dünner wird sie. Schließlich reißt sie ganz durch, und es entstehen zwei helle Höfe mit je einem Kern, getrennt von einander. Sodann rückt an die Stelle der Verbindungsbrücke quergestreifte Muskelwandmasse herein. Dies ist in den beigegebenen Zeichnungen in den einzelnen Stadien zu erkennen, und brauche ich nur auf diese zu verweisen; eine nochmalige Erläuterung wäre unnöthig, da die obige Schilderung genau diesen Zeichnungen entspricht. Ich habe oben davon gesprochen, dass beide Zellen sich vollkommen theilen; das ist jedoch nicht immer der Fall. Man sieht in vielen Zellen die obige Kerntheilung vor sich gehen, ohne dass die Zelle selbst sich theilt; es kommt hierbei vielfach nur zur Einschnürungsform der homogenen Masse, die Kerne treten in die breitesten Theile derselben ein und bleiben so bestehen oder theilen sich wieder, so dass eine Muskelzelle zwei bis vier Kerne enthalten kann, jeder in einem homogenen Hof gelagert, der später in der Umgebung des Kernes öfter etwas gekörnt erscheint. Diese Höfe stehen durch schmälere oder breitere Brücken in Verbindung mit einander oder — was seltener ist — es unterbleibt diese Verbindung. All dieses ist umgeben von der quergestreiften, muskulösen Wand.

Nachdem ich nun den Bau der Zelle, ihre Theilung und ihr Wachsthum erörtert habe, möchte ich in Kürze besprechen, was aus diesen Untersuchungen für die Bedeutung der Purkinje'schen Zellen folgt. Hier sei vor Allem erwähnt, dass dieselben in der Entwicklung stehen gebliebene oder zurückgebliebene Elemente nicht gut sein können. Denn in zurück- und stehen gebliebenen Zellen giebt es keine so lebhafte Fortpflanzung, wenigstens nicht in dem Maße, wie es hier der Fall ist. Die vielen Theilungsstadien sprechen aber direkt für eine massenhafte Fortpflanzung. In Folge dessen scheinen die Purkinje'schen Fäden einen bestimmten Zweck zu haben. Welches jedoch der Zweck ist, ist sehr schwer, mit Bestimmtheit anzugeben. So viel darf man wohl mit Sicherheit in Hinsicht auf ihren Übergang in Herzmuskulatur sagen, dass sie bestimmt sind, Herzmuskelgewebe zu bilden, denn anders könnte der Übergang kaum ungezwungen erklärt werden. Ich glaube nun, dass diesen Zellen die Vermehrung und Regene-

ration frühzeitig zu Grunde gegangener Herzmuskelfasern obliegt. Die Bildungszellen hierzu scheinen mir in den oben erwähnten, helleren, größeren Herzmuskelzellen vorzuliegen, die, wie oben gezeigt, den PURKINJE'schen Zellen entstammen. Vielleicht stellen diese gleichsam noch länger bestehende entwicklungfähige Dauerformen des Herzmuskels dar. Denn während des Lebens gehen wohl viele Herzmuskelzellen zu Grunde, die ersetzt werden müssen, was von den erwähnten Zellen geschehen würde. Doch würden, um den sicheren Beweis hierfür zu bringen, weitere Untersuchungen nothwendig sein.

Ein eigenartiges Verhalten beobachtete ich noch bei vielen Thieren, z. B. Kalb, Schaf und anderen, besonders schön jedoch bei der Taube, in so fern als die PURKINJE'schen Zellen fast immer um Gefäße sich fanden; ich möchte auch hiervon eine Zeichnung geben (Fig. 19 Taube 2, Okular I, Objektiv 7). Man sieht in der Mitte ein Gefäß, ganz umgeben von einem Kranze PURKINJE'scher Zellen. Der von unten kommende Faden theilt sich in zwei Züge, die dieses Gefäß umfassen. Wie gesagt, war dieses Verhalten bei vielen Thieren zu konstatiren, besonders häufig jedoch bei der Taube.

Fassen wir zum Schlusse die Resultate dieser Untersuchungen nochmals kurz zusammen, so ist Folgendes zu sagen:

1) Die von PURKINJE entdeckten Fäden finden sich im Endocard, Myocard und Pericard des Herzens vieler Säugethiere und mancher Vögel.

2) Sie bestehen aus Zellen, die an einander gereiht die Fäden bilden. Zelle grenzt hierbei an Zelle, eine quergestreifte Zwischensubstanz existirt nicht, vielmehr gehört die Querstreifung der Zelle selbst an.

3) Jede PURKINJE'sche Zelle besteht aus einer Wand quergestreifter Muskelsubstanz und einer homogenen Innenmasse, sowie aus einem oder mehreren Kernen. Bis zu vier Kernen konnte ich in einer Zelle beobachten.

4) Die PURKINJE'schen Zellen gehen über in Herzmuskelfasern, die PURKINJE'schen Fäden in ganze Herzmuskelbündel, welche sich noch längere Zeit auszeichnen durch eine größere Form, hellere Farbe und größere Kerne.

5) Die Kerne der Zellen vermehren sich durch Theilung und zwar mitotische — das ist das Seltenere — und amitotische — das ist das Häufigere. Was die Betheiligung des Protoplasma hierbei betrifft, so muss man unterscheiden zwischen jener homogenen Innenmasse und der quergestreiften Wand. Erstere nimmt immer daran Theil,

aber oft nicht vollständig, so dass Verbindungsbrücken bestehen bleiben. Die quergestreifte Wand jedoch theilt sich oft nicht, so dass Zellen mit vielen Kernen bestehen, jeder von einem hellen Hofe umgeben, der übrigens wieder mit anderen durch schmalere oder breitere Brücken zusammenhängen kann.

6) Die Zellen finden sich oft in der Nähe von Blutgefäßen; manchmal sind letztere von einem Kranze solcher Zellen ganz umschlossen.

7) Mit den gewöhnlichen Isolirungsmitteln lassen sich auch die Purkinje'schen Zellen isoliren, doch ist hierzu eine längere Zeit der Einwirkung nöthig als bei den gewöhnlichen Herzmuskelzellen. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die zahlreichen Fibrillen, aus denen die quergestreifte Wand besteht, nicht an der Zellgrenze endigen, sondern kontinuirlich von Zelle zu Zelle gehen und so eine innigere Verbindung herstellen.

8) Der Zweck der Purkinje'schen Fäden ist der, Herzmuskulatur zu bilden. Dabei besteht die Wahrscheinlichkeit, dass die Bedeutung der Zellen darin beruht, Herzmuskelbündel zu bilden, die theils das Wachsthum des Herzmuskels bewirken und andererseits im späteren Leben zu Grunde gegangene oder gebrauchsunfähig gewordene Myocardfasern ersetzen. Jedoch muss es weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, in wie weit die Sache hier ihre Richtigkeit hat.

Sämmtliche Präparate waren nach Zenker oder mit Sublimatkochsalzlösung behandelt und mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt.

Zum Schlusse obliegt mir die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Sr. Excellenz Herrn Geheimrath Professor Dr. A. von Kölliker, für die gütige Überlassung des Themas, für das lebhafte Interesse an meiner Arbeit und für die liebenswürdige Unterstützung bei derselben meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Würzburg, im November 1901.

Litteraturverzeichnis.

Purkinje, Mikroskopisch-neurologische Beobachtungen. Müller's Archiv. 1845.
A. v. Kölliker, Mikroskopische Anatomie. Bd. II. 2. Hälfte. 1. Abth. 1852.
A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 1852.
A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. 1867.
Th. v. Hessling, Histologische Mittheilungen. Diese Zeitschr. 1854.

C. B. REICHERT, Bericht über die Fortschritte in der mikroskopischen Anatomie im Jahre 1854. MÜLLER's Archiv. 1855.

F. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.

R. REMAK, Über die embryologische Grundlage der Zellenlehre. Archiv f. Anat., Physiol. und wissensch. Medicin von C. B. REICHERT und E. DU BOIS-REYMOND. 1862.

CH. AEBY, Über die Bedeutung der PURKINJE'schen Fäden im Herzen. Zeitschr. für rationelle Medicin. 3. Reihe. XVII. Bd. 1863.

C. J. EBERTH, Die Elemente der quergestreiften Muskeln. Archiv für pathol. Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin. XXXVII. Bd. 3. Folge. VII. Bd. 1866.

OBERMEIER, Über Struktur und Textur der PURKINJE'schen Fäden. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissensch. Medicin von C. B. REICHERT und E. DU BOIS-REYMOND. 1867.

M. LEHNERT, Über die PURKINJE'schen Fäden. Archiv für mikr. Anat. 1868.

J. HENLE, Handbuch der Gefäßlehre des Menschen. 2. Aufl. 1876.

W. KRAUSE, Allgemeine und mikroskopische Anatomie. 1876.

S. STRICKER, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. I. Bd. C. I—XXIX. 1871.

C. GEGENBAUR, Notiz über das Vorkommen der PURKINJE'schen Fäden. Morphol. Jahrbuch. Bd. III. 1877.

R. SCHMALTZ, Die PURKINJE'schen Fäden im Herzen der Haussäugethiere. Archiv für wissensch. und praktische Thierheilkunde. XII. 3. u. 4. 1886.

L. RANVIER, Technisches Lehrbuch der Histologie. 1888.

C. TOLDT, Lehrbuch der Gewebelehre. 3. Aufl. 1888.

E. SCHÄFER u. G. D. THANE, QUAIN's elements of Anatomy. Vol. I. Part II. 1893.

A. A. BÖHM u. M. v. DAVIDOFF, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 1895.

M. DUVAL, Précis d'Histologie. 1897.

C. GEGENBAUR, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. 1899.

R. MINERVINI, Particolarità di struttura delle cellule muscolari del cuore. Anatomischer Anzeiger. Bd. XV. Nr. 1. 1899.

V. v. EBNER, Über die »Kittlinien« der Herzmuskelfasern. Sitzungsberichte der kaiserl. Akad. d. Wissensch. in Wien. Mathem.-naturwissensch. Klasse. Bd. CIX. Abth. III. Dec. 1900.

H. HOYER, Über die Kontinuität der kontraktilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen. 1901.

M. HEIDENHAIN, Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVII und XXVIII.

Fig. 1. Schaf *e* 4. Längsschnitt durch einen PURKINJE'schen Faden. Schwache Vergrößerung. Oc. I, Obj. 3. Nach beiden Seiten Übergang in Herzmuskulatur. *a*, PURKINJE'scher Faden, aus Zellen bestehend; *b*, Übergänge in Herzmuskulatur; *c*, Psorospermienschlauch.

Fig. 2. Schaf *e* 4. Dasselbe Präparat, und zwar Übergang des PURKINJE-

schen Fadens nach oben in Herzmuskulatur bei starker Vergrößerung. Oc. I, Obj. 7. *a*, homogene Innenmasse der PURKINJE'schen Zellen; *b*, quergestreifte Wand derselben; *c*, Herzmuskulatur.

Fig. 3. Rindsembryo von 13 cm Länge. Übergang embryonaler PURKINJEscher Zellen in Herzmuskulatur bei starker Vergrößerung. Oc. I, Obj. 7. *a*, PURKINJEsche Zellen von rundlich ovaler Form; *b*, von mehr rechteckiger Form; *c*, bereits normale Herzmuskelfaser.

Fig. 4. Kalb *I* 12. Übergang PURKINJE'scher Fäden in ganze Herzmuskelbündel im Längsschnitt bei starker Vergrößerung. Oc. I, Obj. 7. *a*, PURKINJE'sche Zelle; *b*, Übergangsformen von solchen; *c*, mit zwei und drei Kernen; *d*, Herzmuskelbündel; *e*, nebenanliegende Herzmuskelfasern der helleren Art; *f*, Anastomose der PURKINJE'schen Bündel.

Fig. 5. Schaf *g* 3. Querschnitt durch ein Schafherz bei starker Vergrößerung. Oc. III, Obj. 7. *a*, PURKINJE'scher Faden, der sich in zwei Züge a_1 und a_2 theilt, welche in Herzmuskelbündel übergehen; a_3 und a_4 nochmalige Theilung des Fadens; *b*, Querschnitt eines Herzmuskelbündels mit quergetroffenen PURKINJEschen Zellen bei b_1; *c* dessgleichen.

Fig. 6. Rindsembryo von 13 cm Länge. Starke Vergrößerung. Oc. IV, Obj. 7. *a*, embryonale PURKINJE'sche Zellen; *b*. Übergang in Herzmuskulatur; *c*, Mitose in einer PURKINJE'schen Zelle.

Fig. 7. Rindsembryo von 13 cm Länge. Oc. I, Obj. Immers. 9. *a*, PURKINJEsche Zellen; *b*, solche mit zwei Kernen; *c*, Mitose in einer PURKINJE'schen Zelle; *d*, Bindegewebszellen.

Fig. 8—18. PURKINJE'sche Zellen, gezeichnet bei Oc. I, Obj. 7 und ausgezogenem Tubus.

Fig. 8. Ochs *a* 3. PURKINJE'sche Zelle mit eingebuchtetem Kern, Kernkörperchen in Theilung.

Fig. 9. Ochs *I* 1. Kerne in Theilung begriffen, hängen noch mit einander zusammen.

Fig. 10 und 11. Schaf *d* 1. Kerne bereits getheilt; stehen noch nahe beisammen, die homogene Protoplasmamasse tritt als heller Hof deutlicher hervor.

Fig. 12. Schaf *d* 1. Die Kerne haben sich von einander entfernt.

Fig. 13. Schaf *d* 1. Die Entfernung zwischen beiden Kernen hat sich vergrößert, auch zeigt die homogene Protoplasmamasse beginnende Einschnürung.

Fig. 14. Schaf *e* 3. Kerne, weit aus einander gerückt, homogene Protoplasmamasse biskuitförmig eingeschnürt.

Fig. 15. Schaf *e* 4. Die beiden hellen Höfe sind durch eine Wand getrennt.

Fig. 16. Schaf *e* 3. Es bestehen drei helle Höfe; zwei derselben zeigen je einen Kern, aus dem mittleren jedoch ist derselbe offenbar ausgefallen. Die beiden äußeren Höfe sind vom mittleren durch dazwischengetretene quergestreifte Muskelmasse getrennt, und zwar der linke durch schwächere, der rechte durch stärkere Fibrillenzüge.

Fig. 17. Ochs *I* 1. Eine Zelle mit vier in Theilung begriffenen Kernen.

Fig. 18. Ochs *I* 3. Eine Zelle mit vier getheilten Kernen.

Fig. 19. Querschnitt durch das Herz einer Taube (*2*) bei starker Vergrößerung. Oc. I, Obj. 7. Übersicht über die Lage der PURKINJE'schen Zellen zu den Gefäßen. *a*, PURKINJE'sche Zellen, welche eine Arterie umfassen; *b*, Übergang derselben in Herzmuskulatur; *c*, Herzmuskulatur im Querschnitt.

Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane.

Von

W. K. Spencer (Demy of Magdalen College, Oxford).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XXIX und 7 Figuren im Text.

Die nachfolgenden Mittheilungen enthalten das Resultat von Untersuchungen, welche ich an verschiedenen Phyllopoden, vor Allem an *Branchipus Grubii* und *torticornis*, *Artemia salina*, *Estheria ticinensis* und *Apus cancriformis* anstellte. Diese mir von Herrn Professor KORSCHELT angerathenen Untersuchungen sollten zunächst nur zu meiner eigenen Orientirung dienen, als ich mit Erlaubnis meines College im Sommersemester 1901 am Marburger zoologischen Institut studirte, doch zeigte sich beim Vergleich mit der Litteratur bald, dass die vorhandenen Angaben in verschiedener Hinsicht der Berichtigung und Ergänzung bedürfen. Dies gilt sowohl für die Morphologie des Centralnervensystems der ausgebildeten Thiere, wie für diejenige der Larven; überhaupt ist ein Verständnis des ausgebildeten Gehirns nur durch das Studium der verschiedenen Entwicklungsstadien zu gewinnen, bezüglich deren ich mich vorläufig allerdings auf diejenigen der Metamorphose beschränken musste, welche ich von den oben genannten Formen, mit Ausnahme von *Artemia*, studirte.

Außer den auf das Centralnervensystem bezüglichen Angaben kann ich auch noch einige weitere über die frontalen Sinnesorgane machen. Wenn ich diese wie die anderen zur Mittheilung bringe, so geschieht dies, um unsere Kenntnis in einigen Punkten zu erweitern, doch hoffe ich sie später selbst noch ergänzen und weiter ausführen zu können, wozu ich leider aus äußeren Gründen jetzt nicht in der Lage bin.

Bezüglich der angewandten Methoden sei erwähnt, dass ich die brauchbarsten Präparate nach Anwendung von HERMANN'scher Lösung bei Nachbehandlung mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinfärbung erhielt. Dessgleichen gab mir die Anwendung von Pyrogallussäure (nach BOLLES LEE) sehr gute Resultate, besonders für die Darstellung der Nervenfasern. Objekte, die mit Sublimat und ZENKER'scher Lösung konservirt waren, wurden ebenfalls benutzt und erwiesen sich in verschiedener Hinsicht als brauchbar, doch ist das oben erwähnte Osmiumgemisch entschieden vorzuziehen. Die ausgewachsenen Thiere wurden während der Konservirung zerschnitten. Für die Erkennung der feineren Struktur des Gehirns und besonders bei den kleineren Larven wurden die Schnitte möglichst dünn hergestellt. Die mitgetheilten Befunde basiren nur auf lückenlosen Schnittserien.

An Material verfügte ich über zahlreiche lebende *Branchipus* aus der Umgebung von Berlin, an denen ich die geeignetsten Konservirungsmethoden erproben konnte, wobei mir, wie bei der übrigen Untersuchung, Herr Dr. TÖNNIGES in freundlicher Weise zur Seite stand. Herrn Professor CORI in Triest verdanke ich eine Sendung ausgezeichnet konservirter *Artemia* aus Capodistria, ferner bin ich Herrn Professor A. BRAUER für die freundliche Überlassung getrockneten Schlammes mit Eiern von *Branchipus*, *Estheria* und *Apus* zu Dank verpflichtet, da mir erst hierdurch das Studium der betreffenden Larvenformen ermöglicht wurde. Endlich hat mich Herr Stud. GÖRICH zuletzt noch bei der Ausführung einiger Zeichnungen, zu deren vollständiger Fertigstellung mir die Zeit fehlte, freundlichst unterstützt.

Den genannten Herren, ganz besonders aber Herrn Professor KORSCHELT für seine liebenswürdige Antheilnahme an meinen Arbeiten, spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

Historische Übersicht.

Um die Kenntnis von der zusammengesetzten Natur des Arthropodengehirns hat sich besonders RAY LANKESTER ein großes Verdienst erworben, im Jahre 1873 sprach er sich über diese Frage folgendermaßen aus:

»The segmentation of the prostomial axis in Arthropoda and some Annelids, which has an appearence of being a zooid segmentation comparable to that of the metastomial axis, on account of the identity in the character of the appendages with those of the metastomical axis, has yet to be explained. It may be suggested that it is due to a distinct breaking up of this axis like the posterior one into zooid segments or zoonites; then is much against this sup-

position. Much more likely, it seems, is the explanation that the oral aperture shifts position, and that the ophthalmic segment alone in Arthropoda represents the prostomium the antennary and antennular segments being aboriginally metastomial and only prostomial by later ad aptational shifting of the oral aperture.«

Später (in seiner bekannten Arbeit über die Extremitäten und das Nervensystem von *Apus*, 1881) begründete Ray Lankester diese Auffassung noch weiter. Dabei stützte er sich ganz besonders auf das Verhalten der beiden Antennen-Nervenpaare, welche bei einigen Phyllopoden aus der Schlundkommissur entspringen, wie von Zaddach für *Apus* und von Grube für *Limnetis* gezeigt wurde.

In einer unter Leitung von Ray Lankester ausgeführten Untersuchung von Pelseneer (1885) über das Nervensystem von *Apus cancriformis* im ausgebildeten Zustand stellte dieser Forscher fest, dass sich die Fasern des ersten Antennennerven bis zu einem besonderen Ganglion am Gehirn zurück verfolgen lassen, während der zweite Antennennerv von einem kleinen Ganglion herkommt, welches dem ersten Paare der postoralen Querkommissuren des strickleiterförmigen Bauchmarks entspricht (Textfig. 5).

Auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung eines anderen Phyllopoden, nämlich *Branchipus*, widersprach Claus (1886) der von Ray Lankester und Pelseneer vertretenen Auffassung: »Ich kenne keine Thatsache, durch welche die Annahme eines Urgehirns als ausschließliches Centrum des Augenpaares gerechtfertigt und das sekundäre Hinzukommen eines zweiten Centrums für die Antenne zur Begründung eines Syncerebrums verwerthet werden könnte. Im Gegentheil muss vom phylogenetischen Standpunkte die Antenne als frühere Bildung im Vergleich zu dem großen seitlichen Augenpaar betrachtet werden, zumal die Entstehung des letzteren direkt mit dem Auftreten eines sekundären Gehirnabschnittes zusammenfällt.«

Weiterhin ist die Kenntnis vom Bau des Phyllopodengehirns durch die in anderen Abtheilungen der Arthropoden vorgenommenen Untersuchungen gefördert worden. Packard nahm auf Grund seiner Arbeit über die Entwicklung von *Asellus* das Vorhandensein von vier distinkten Abschnitten an: 1) die optischen Ganglien, 2) das Procerebrum, 3) das Antennularganglion, 4) das Antennenganglion. Auf der anderen Seite spricht sich Reichenbach (1886) nach seinen Studien über die Entwicklung von *Astacus* für die Zusammensetzung des Gehirns aus drei Abschnitten aus, nämlich aus den Augenganglien, Antennular- und Antennenganglien. In einem späteren Stadium theilt sich das Antennularganglion in zwei Partien, von denen die vordere als Procerebrum angesprochen wird (K. Heider), während die hintere den Nerven zur ersten Antenne abgiebt. In noch späteren Stadien scheint auch das Ganglion der zweiten Antenne eine ähnliche Theilung durchzumachen. Das wichtigste Ergebnis der hier in Betracht kommenden Untersuchungen Reichenbach's ist die Thatsache, dass eine große Übereinstimmung zwischen dem Ursprung jedes der drei Ganglien mit denen des Bauchmarks vorhanden ist. Diese Ähnlichkeit in der Entstehungsweise der betreffenden Ganglien geht so weit, dass Reichenbach so wie dies bekanntlich schon früher Milne Edwards und Huxley thaten, die Augen als Extremitäten betrachten möchte, denen ein besonderes Segment entspräche. Ich verweise im Übrigen bezüglich dieser Betrachtungen auf die von Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuch gemachten Ausführungen (Spec. Theil, I. Aufl., p. 362 ff.).

VIALLANES (1893) lässt das Gehirn der Crustaceen in drei Abschnitte zerfallen, welche den im Insektengehirn erkennbaren Abschnitten entsprechen:

1⁰ D'un 1er segment pré-oesophagien (protocérébron) innervant les yeux, c'est le siège des centres visuels et des centres psychiques;

2⁰ d'un 2me segment pré-oesophagien (deutocérébron) qui innerve les antennes de la première paire, et fournit une racine au système nerveux visceral; c'est le siège des centres olfactifs;

3⁰ d'un 3me segment de nature post-oesophagienne (tritocérébron). Chez les Crustacés il se divise en deux parties: le lobe antennaire (siège des centres tactiles) innervant les antennes de la deuxième paire; et le ganglion oesophagien (siège des centres gustatifs) innervant le labre et fournissant une racine au système visceral. Chez les Insectes, les Myriapodes et le Péripate, la deuxième antenne faisant défaut, le tritocérébron est réduit au ganglion oesophagien.«

Diese Entwicklung des Gehirns wurde auch von GOODRICH (1898) für die richtige gehalten, er unterscheidet ebenfalls ein Protocerebrum, Deuto- und Tritocerebrum, denen jedem ein Ganglienpaar eines Metamers entspricht, so dass also doch die Extremitätennatur der Augenstiele auch nach seiner Meinung nicht ganz ausgeschlossen wäre. Diese Auffassungen scheinen mir nicht genügend Rücksicht auf die Thatsache zu nehmen, dass die Sehganglien erst spät sich mit dem Gehirn vereinigen. Bei den primitiveren Formen kann darüber kein Zweifel bestehen, dass das Protocerebrum wenigstens aus zwei Abschnitten besteht.

Die soeben erschienene Abhandlung von HEYMONS über die Entwicklungsgeschichte der Myriopoden (1901) giebt in gewisser Hinsicht eine Bestätigung der zuletzt erwähnten Anschauungen, speciell derjenigen von RAY LANKESTER und GOODRICH. Aus diesen Untersuchungen ergiebt sich, dass das Gehirn aus folgenden Theilen seinen Ursprung nimmt:

»1) einer unpaaren präoralen Anlage im Acron = Archicerebrum,

2) zwei paarigen gleichfalls präoralen Anlagen = dorsale Rindenplatte (Lamina dorsalis cerebri) und Lobi frontales nebst Lobi optici,

3) drei metamer auf einander folgenden paarigen postoralen Ganglien im Präantennensegment, Antennensegment, und Intercalarsegment = Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum,

4) einem präoralen unpaaren Abschnitt des Eingeweidenervensystems (Ganglion frontale) = Pons cerebri.«

Indem HEYMONS die von ihm geschilderten Verhältnisse mit den Crustaceen vergleicht, giebt er folgende Zusammenstellung:

Segmentirung des Cephalons:

Myriopoda (*Scolopendra*)		*Crustacea* (*Branchipus*)
Acron	(*Acron*)	} (*Protocephalon*)
1. Metamer	(Präantennensegment)	
2. Metamer	Antennensegment	Antennulasegment
3. Metamer	(Intercalarsegment)	Antennensegment
4. Metamer	Mandibelsegment	Mandibelsegment
5. Metamer	erstes Maxillensegment	erstes Maxillensegment
6. Metamer	zweites Maxillensegment	zweites Maxillensegment
7. Metamer		

Segmentirung des Nervensystems:

	Myriopoda		*Crustacea*	
Acron	Syncerebrum		Procerebrum	
1. Metamer	Protocerebrum			
2. Metamer	Deuterocerebrum		Deuterocerebrum	
3. Metamer	Tritocerebrum		Tritocerebrum	
4. Metamer	Mandibelganglion	Ganglion suboeso-phageale	Mandibelganglion	Ganglion suboeso-phageale
5. Metamer	erstes Maxillengangl.		erstes Maxillengangl.	
6. Metamer	zweites Maxillengangl.		zweites Maxillengangl.	

Auf die hier berührten Fragen wird später noch zurückzukommen sein.

Eigene Untersuchungen.

1. Die Larve von Estheria.

Die Untersuchung einer Serie von Querschnitten durch die *Nauplius*-Larve lässt deutlich den Charakter des oberen Schlundganglions als »Syncerebrum« erkennen. Man nimmt die folgenden Abschnitte wahr:

1) Einen medianen Theil (Textfig. 1, Fig. 2 *pc* Taf. XXIX) der ausgesprochen bilateral-symmetrisch ist und welcher zwei Vorderlappen direkt am Medianauge entlang sendet (Textfig. 1). Diese Partie entspricht dem Procerebrum von PACKARD.

2) Zwei seitliche Ganglien (Fig. 1 und 2 ga_1 Taf. XXIX), welche der Basis der Vorderlappen außen anliegen, aber scharf von ihnen gesondert sind; wir haben es hier mit dem Ganglion der ersten Antenne zu thun, an deren Basis sie liegen; kleine Nervenstümpfe lassen sich auf den Schnitten beobachten, welche zweifellos dem proximalen Theil der Nerven entsprechen. In die Textfig. 1 wurden diese Nerven (na_1) mehr schematisch eingetragen.

Textfig. 1.
Das Gehirn und die anschließenden Partien des Nervensystems der Nauplius-Larve von *Estheria*. Figurenbezeichnung bei der Tafelerklärung. Der Nerv der ersten Antenne (na_1) konnte nur so eingetragen werden, wie es für seinen Ursprung vom Ganglion das Wahrscheinlichste ist.

Die genannten beiden Hirnpartien (1 und 2) stehen noch mit der Hypodermis im Zusammenhang (Fig. 2. Taf. XXIX).

Sehr interessante Verhältnisse bieten die Schlundkommissuren dar. Nach vorn erstrecken sie sich so weit dorsalwärts, dass sie neben die Ganglien der ersten Antenne zu liegen kommen (Textfig. 1 *sc*). Sie verschmelzen aber nicht mit diesen letzteren, vereinigen sich

jedoch vorn und ventral mit dem Procerebrum. Hierauf möchte ich im Hinblick auf den morphologischen Werth der ersten Antenne großes Gewicht legen. Auf diesem Stadium machen sich die Querkommissuren im Gehirn bemerkbar, welche die beiden Seitenpartien verbinden (Fig. 2). Die ersten Querkommissuren, welche außerhalb des Gehirns liegen, sind die zwei postoralen Kommissuren (Textfig. 1 *quc*) des unteren Schlundganglions. Das letztere besteht aus bloßen Verdickungen der Schlundkommissuren. Von den unteren Schlundganglien werden zwei Zellgruppen abgegeben, welche in ein median gelegenes Ganglion übergehen (Fig. 3 *eg*), dieses letztere stellt die Anlage des Eingeweide-Nervensystems dar. Ob die unteren Schlundganglien im Zusammenhang mit den sympathischen Ganglien entstehen oder von vorn herein die Ganglien der zweiten Antenne darstellen, ist nicht ohne Weiteres zu entscheiden. Es ist von Bedeutung, dass in diesen jungen Larvenstadien die Nerven der zweiten Antenne nur wenig vor den unteren Schlundganglien entfernt entspringen. Beim ausgewachsenen Thier sind recht bedeutende Änderungen im Bau des Gehirns erfolgt, und zwar in Folge der durch die Stellung der paarigen Augen bedingten starken Verlängerung der Sehnerven. Ob die Nerven der zweiten Antenne in Verbindung mit der Vorwärtsverschiebung der zweiten Antenne selbst ebenfalls eine Verschiebung nach vorn erleiden, wie es zweifellos bei *Branchipus* der Fall ist, konnte leider nicht mit Sicherheit entschieden werden. Ausgewachsene Estherien erhielt ich einige Exemplare erst gegen Ende meiner Untersuchungen und es war mir leider unmöglich, das Verhalten des Gehirns und seiner Nerven daran noch festzustellen. Ich hoffe dies, wie gesagt, später noch nachzuholen.

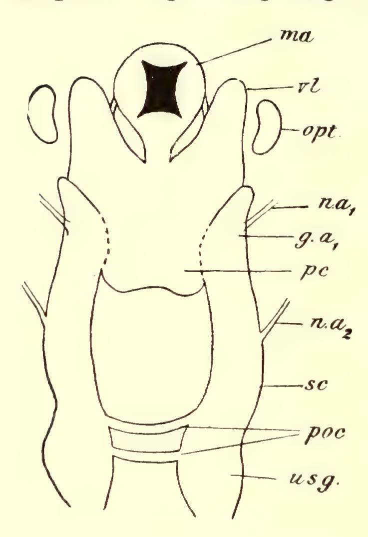
2. Die Larve von Branchipus.

Der junge *Branchipus* verlässt das Ei nicht im Nauplius-Stadium wie *Estheria*, sondern als Metanauplius (Claus). Eine Andeutung des ersten postmandibularen Segments ist schon bemerkbar, obwohl die Zahl und Form der Extremitäten noch diejenige der Nauplius-Larve ist.

Das Verhalten der vorderen Theile des Nervensystems ist ein wesentlich ähnliches wie bei *Estheria*. Wir treffen dieselbe mediane Partie (das Procerebrum, *pc* Fig. 4 und 5, Textfig. 2) an und an diesem zwei Vorderlappen eben so wie die zwei, zu beiden Seiten liegenden Antennenganglien (Textfig. 2). Die letzteren sind nicht so scharf abgetrennt wie bei *Estheria* und besonders in den hinteren Partien verschmelzen sie mit dem Gehirn, während sie vorn besser

gesondert erscheinen (Fig. 4). Der Nerv der ersten Antenne (na_1) konnte auch hier nur nach seiner ungefähren Lage in die Textfigur eingetragen werden. Die Ganglien der ersten Antenne (ga_1) sind durch eine besondere Querkommissur verbunden (Fig. 4 und 5), welche nach hinten konkav erscheint und sich leicht von der Kommissur im Procerebrum unterscheiden lässt.

In Verbindung mit dem Procerebrum treten in sich abgeschlossene Komplexe regelmäßig angeordneter Zellen auf (Fig. 5 *z*), welche eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem übrigen Gehirn gewinnen. Leider war mein Material ein zu geringes, als dass ich Sicheres über diese Zellkomplexe auszusagen vermöchte, doch scheinen sie mir vielleicht jenen Bildungen vergleichbar, welche A. KOWALEVSKY, PATTEN, LAURIE und BRAUER bei der Entwicklung des Skorpions beobachteten und zum Theil als Sinnesorgane problematischer Natur, zum Theil als nur der Vergrößerung und Weiterentwicklung des Gehirns dienend, betrachteten. Neuerdings hat HEYMONS Ähnliches für die Entwicklung der Myriopoden beobachtet und ebenfalls im letzteren Sinne gedeutet.



Textfig. 2.
Das Gehirn und die anstoßenden Partien des Metanauplius von *Branchipus*.

Nach hinten geht das Gehirn in die Schlundkommissur über, welche wie bei *Estheria* als Verdickungen die unteren Schlundganglien aufweist.

Die Nerven der zweiten Antenne entspringen bei *Branchipus* näher am Gehirn, als bei *Estheria*, wie sich aus einem Vergleich der Textfiguren 1 und 2 ergiebt.

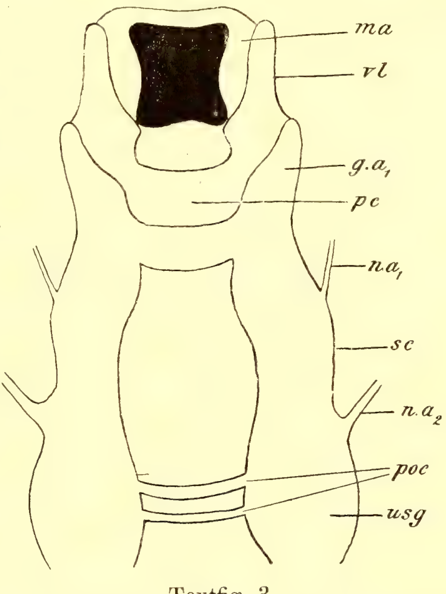
In späteren Stadien ist eine deutliche Verschiebung des zweiten Antennennerven nach vorn festzustellen; diese Verlagerung steht in direkter Beziehung mit dem Vorrücken der zweiten Antenne selbst, wie sie im Verlauf der Entwicklung zu beobachten ist.

3. Die Larve von Apus.

Leider war die jüngste Larve von *Apus*, welche mir zu Gebot stand, beträchtlich älter als die der beiden vorher besprochenen Species, sie hatte bereits eine Länge von 1,7 mm und entsprach

dem vierten Larvenstadium von CLAUS, doch stimmte der Bau ihres Centralnervensystems im Ganzen mit derjenigen überein, wie wir sie bereits von *Estheria* und *Branchipus* kennen lernten.

Ein medianes bilateral symmetrisches Procerebrum mit den zwei Vorderlappen ist ebenfalls vorhanden (Textfig. 3 *pc*), jederseits davon sind die beiden Antennenganglien sichtbar, welche nach hinten zu wieder eine Vereinigung eingehen, indem sie durch die Querkommissur verbunden werden, weiter nach hinten setzen sie sich in die beiden Schlundkommissuren fort.



Textfig. 3.
Gehirn der 1,7 mm langen Larve von *Apus*.

Die Nerven der ersten Antenne entspringen nicht aus dem Gehirn, sondern nehmen ihren Ursprung eigentlich von den Schlundkommissuren (Textfigur 3 und Fig. 7, Taf. XXIX na_1), welches Verhalten auch bei dem ausgebildeten Thier zu beobachten ist. Jedoch ist ausdrücklich hervorzuheben, dass sie in diesem Jugendstadium dem Gehirn noch viel näher liegen als im ausgebildeten Zustand. Es ist von Interesse, dass dieses letztere Verhalten mit demjenigen von *Limnetis* im ausgebildeten Zustand übereinstimmt.

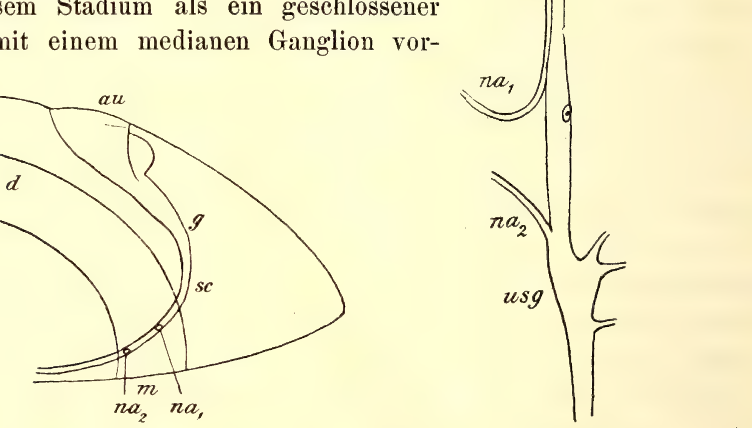
Die Nerven der zweiten Antenne bieten besonders interessante Beziehungen dar. Im ausgebildeten Zustand wurden sie von ZADDACH auf der Höhe der Schlundkommissur aufgefunden und diese Lagerung ist als ein besonders ursprüngliches Verhalten des Nervensystems von *Apus* aufgefasst worden. In der jungen Larve jedoch entspringen sie zweifellos eine Strecke vor den Querkommissuren der unteren Schlundganglien (Textfig. 3 und Fig. 8 Taf. XXIX na_2).

Sie unterliegen demnach eben so wie die Nerven der ersten Antenne späterhin einer Verschiebung nach rückwärts.

Wir sahen bei *Branchipus*, dass die Verlagerung der Nerven zu derjenigen der Antenne in direkter Beziehung steht, ich glaube voraussetzen zu dürfen, dass dasselbe bei *Apus* der Fall ist.

Eine genaue Betrachtung der von CLAUS und ZADDACH gegebenen Figuren lässt erkennen, dass sowohl die erste wie die zweite Antenne eine Rückwärtsverschiebung erleidet. Auch die von PELSENEER gegebene Darstellung entspricht diesem Verhalten, indem sie zeigt, wie das Gehirn des ausgewachsenen Thieres an der Oberseite des Körpers, um nicht zu sagen in dorsaler Lagerung, gelegen ist (Textfig. 4). Diese eigenartige Stellung bringt es mit sich, dass das Gehirn von den unteren Schlundganglien weiter entfernt wird, d. h. dass die Schlundkommissuren eine bedeutende Verlängerung erfahren und zwar ganz besonders die vor dem Abgang des ersten Antennennerven gelegene Partie (Textfig. 5).

Das Eingeweide-Nervensystem ist schon in diesem Stadium als ein geschlossener Ring mit einem medianen Ganglion vor-



Textfig. 4. Textfig. 5.

Textfig. 4 Seitliche Ansicht der vorderen Partie des Nervensystems von *Apus* (nach PELSENEER). *m*, Mund; *d*, Darmkanal; *au*, Auge; *g*, Gehirn; na_1, Nerv der ersten, na_2, der zweiten Antenne.
Textfig. 5. Linke Hälfte der vorderen Partie des Nervensystems von *Apus* (nach PELSENEER).

handen, so wie ihn das ausgebildete Thier zeigt und wie er ebenfalls bei *Estheria*, *Branchipus* und *Artemia* ausgebildet ist.

PELSENEER vertritt in seiner Beschreibung des ausgebildeten Nervensystems von *Apus* die Meinung, dass die länglichen Anschwellungen, welche die unteren Schlundganglien darstellen, nur Ganglien des visceralen Nervensystems sind, zu welchen die beiden Querkommissuren gehören.

Als das Ganglion der zweiten Antenne betrachtet er eine kleine Gruppe von Zellen, welche nach außen von diesen Ganglien gelegen

sind. Dies mag wohl beim ausgebildeten Thier der Fall sein, in der jungen Larve hingegen ist nichts von einer besonderen Differenzirung eines Ganglions der zweiten Antenne zu bemerken.

Die Fasern des zweiten Antennennerven können in ihrem Verlauf deutlich in diejenigen der unteren Schlundganglien verfolgt werden.

4. Branchipus und Artemia im ausgebildeten Zustand.

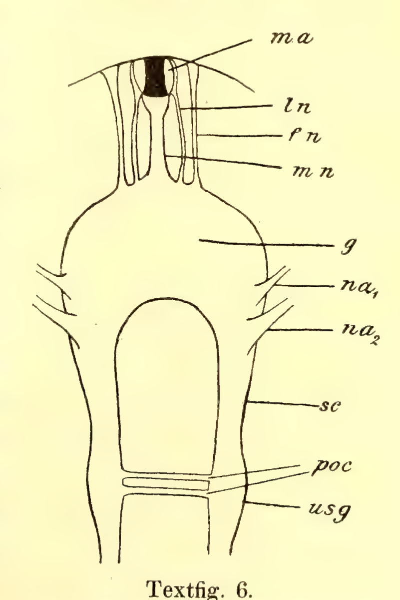
Claus fand das Gehirn des jungen *Branchipus* im Wesentlichen aus den folgenden Partien bestehend:

1) aus zwei durch eine Querbrücke verbundenen vorderen Lappen, welche das dreitheilige Stirnauge und außerdem gewisse an der Stirnseite gelegene Sinneszellen innerviren;

2) aus kleineren seitlichen hinteren Lappen, deren Ganglienzellen ebenfalls durch eine Querkommissur verbunden sind;

3) aus den dorsalen Anschwellungen, welche mit den Augenganglien in Verbindung stehen, und vielleicht als sekundäre hintere Abschnitte aufzufassen sind; sie stehen nach vorn mit dem Frontalorgan in Verbindung.

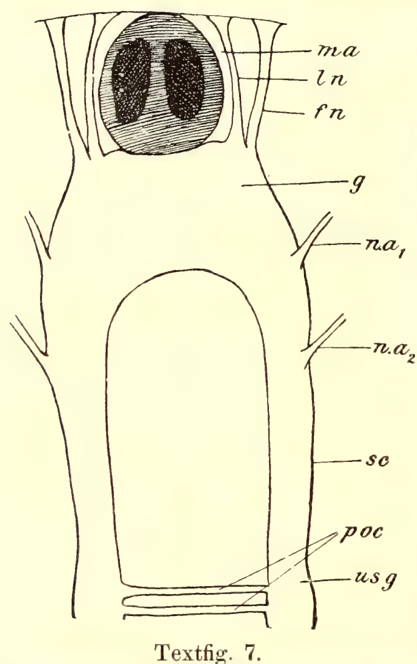
Das Gehirn zeigt im jugendlichen Alter nach Claus eine kontinuirliche Decke von Ganglienzellen und erst im Lauf der späteren Entwicklung scheint dieselbe in Gruppen von Ganglienzellen zu zerfallen; Letzteres wird vielleicht durch die fortschreitende Entwicklung der Augennerven und die andauernde Vergrößerung der Ganglienzellen in einzelnen Hirnpartien verursacht. Das Gehirn des ausgebildeten Thieres nimmt allmählich die Form eines »mehrfach eingekerbten Halbringes« an, wie Leydig es beschrieb. Durch ähnliche Wachsthumsvorgänge erklärt Claus das Auftreten von Ganglien im Gehirn des ausgewachsenen *Apus*, wie Pelseneer dies darstellt.



Textfig. 6.
Vordere Partie des Nervensystems von *Branchipus*. *ma*, Medianauge; *mn* und *ln*, Median- und Lateralnerv desselben; *fn*, Nerv des Frontalorgans; *g*, Gehirn; na_1 und na_2, Nerven der ersten und zweiten Antenne; *usg*, unteres Schlundganglion.

Weitere Wachsthumsänderungen haben zur Folge, dass die Entfernung zwischen dem Gehirn und den Sinnesorganen der Kopfregion

stark vergrößert wird (Textfig. 6), ähnlich wie schon vorher eine Änderung in der Lage des zweiten Antennennervs beschrieben wurde. Diese Veränderungen treten nicht in demselben Maße bei *Artemia* ein, deren Nervensystem mir eines der ursprünglichsten, wenn nicht das ursprünglichste Nervensystem eines Phyllopoden zu sein scheint. Nicht nur, dass das Gehirn, auch des erwachsenen Thieres, unvollständig von der Hypodermis getrennt ist, sondern auch die Form des Gehirns, die Lage des Sehnerven und Ganglions, die Kürze der Frontalnerven, die Größe des Nauplius-Auges, alles dies zeigt einen gewissermaßen noch larvalen Charakter an (Textfig. 7).



Textfig. 7.
Gehirn und die anschließenden Theile des Nervensystems von *Artemia*. Bedeutung der Buchstaben wie in Textfig. 6.

Fernerhin ist die Lage des zweiten Antennennerven hervorzuheben, welcher nicht weit hinter dem Gehirn vor der Schlundkommissur entspringt und zwar an einer ungefähr entsprechenden Stelle wie bei der *Branchipus*-Larve.

Frontalschnitte zeigen im Gehirn das Ganglion der ersten Antenne, von einer besonderen Zellengruppe in der hinteren Partie des Gehirns (ga_1 Fig. 9), von welchen die Fasern der ersten Antennennerven ausgehen. Diese Zellen sind durch eine Querkommissur verbunden; außerdem verlaufen zu ihnen andere Nervenfasern, welche von den verschiedenen Sinnesorganen der Kopfregion her verfolgt werden können.

Die histologische Struktur der Ganglienzellen im Gehirn stimmt mit der von VIALLANES für die Arthropoden im Allgemeinen beschriebenen überein. Es finden sich sowohl seine »cellules ganglionnaires« im eigentlichen, wie auch die »cellules chromatiques« (p. 420), die letzteren liegen gewöhnlich in der Nähe des Ausgangspunktes der Nerven, welche zu den Sinnesorganen gehen.

Die Bindegewebszellen, welche CLAUS im Gehirn von *Branchipus* beschrieb, habe ich bei diesem Thier nicht auffinden können. Es

möchte sein, dass bei *Artemia* Derartiges vorhanden ist, wenn nämlich die beiden seitlichen Hälften des Gehirns sich an einander legen und sich vereinigen, könnten einige Bindegewebszellen in die Masse des Gehirns eingeschlossen werden. Ich kann in meinen Schnitten keinen rechten Anhalt dafür finden, dass die »Bindegewebszellen« ein so regelmäßiges Vorkommen und Verhalten zeigen, wie es CLAUS im Gehirn von *Branchipus* in der Umgebung seines »Centralkörpers« beschreibt.

5. Das frontale Sinnesorgan von Branchipus und Artemia.

Obwohl man die frontalen Sinnesorgane der Entomostraken schon ziemlich lange kennt, sind doch die Ansichten über ihre Natur sehr verschiedene. Für *Branchipus* hat CLAUS ihren Bau beschrieben und zwar sind hier zweierlei Organe zu unterscheiden, beide treten erst während der Larvenentwicklung auf. Die eine Art besteht nach CLAUS im Wesentlichen aus einer stark vergrößerten Hypodermiszelle, in deren Peripherie unterhalb der kleinzelligen oberflächlichen Hypodermisschicht ein Kranz von Ganglienzellen angelagert ist. Die Bedeutung eines derartig einfach gebauten Organs muss von vorn herein eine recht zweifelhafte sein. Ich möchte glauben, dass durch die Untersuchung von *Artemia* auf die Struktur dieses Organs etwas mehr Licht geworfen wird. Bei diesem Phyllopoden hat es genau dieselbe Lage wie bei *Branchipus*, nämlich zu beiden Seiten des Frontalauges (Textfig. 6 und 7).

Ich fand dieses Organ bei verschiedenen Individuen in differenter Weise ausgebildet, was ich dadurch erklären möchte, dass es nicht immer die gleich hohe Ausbildung erreicht oder beibehält. Hier soll es von einem Thier beschrieben werden, bei welchem ich seine Struktur genauer festzustellen vermochte (Fig. 10), was leider durchaus nicht immer in gleicher Weise möglich ist.

Vom Gehirn aus sieht man einen Strang von Ganglienzellen gegen die Hypodermis hin verlaufen, welcher sich in die Zellen des Frontalorgans festsetzt. Auf Sagittalschnitten durch den Kopftheil von *Artemia* finde ich zwei große, dunkelgefärbte Zellen. Vor diesen Zellen befindet sich ein ziemlich umfangreicher Körper (*c*), der bei der hier angewandten Behandlung (Osmiumsäure-Fixirung und HEIDENHAIN'sche Färbung) stark dunkelblau erscheint. Ich halte ihn für eine Differenzirung entweder des Chitins oder aber der Hypodermis und glaube, dass es sich um ein stärker lichtbrechendes Gebilde, d. h. also vielleicht um einen dioptrischen Theil des betreffenden Sinnesorgan handelt.

Zwischen den großen, wohl der Hypodermis zugehörigen, bezw. durch deren Umwandlung entstandenen Zellen befinden sich Fortsätze der langen, spindelförmigen Zellen, welche darunter liegen (Fig. 10) und die Fortsetzung jenes vom Gehirn ausgehenden Zellenstrangs bilden. Im peripheren Theil dieser Zellen, d. h. also in den genannten Fortsätzen, liegen stäbchenartige Gebilde (Fig. 10 und 10*a*) ähnlich denen, wie sie CLAUS von den Nauplius-Augen der Crustaceen beschrieb.

Andere Individuen zeigen die peripheren Zellen mit Stäbchen, aber ohne den »lichtbrechenden Körper«, während wieder andere weder den letzteren, noch die Stäbchen, noch die vergrößerten Hypodermiszellen aufweisen, so dass nur die Ganglienzellen des vom Gehirn ausgehenden Stranges mit der Hypodermis in Verbindung stehen.

Aus den hier erhaltenen Befunden erscheint es nicht schwierig, den Bau des Frontalorgans von *Branchipus* zu erklären, und würde es eine der von mir bei *Artemia* beobachteten Ausbildungsstufen einnehmen.

Im Betreff des zweiten von CLAUS beschriebenen Frontalorgans habe ich seiner vortrefflichen Beschreibung nichts weiter hinzuzufügen, als dass er die sehr charakteristische, ommatidienähnliche Anordnung der Zellen beschreibt aber nicht abbildet, wesshalb ich dies in Fig. 11 nachholen möchte. Die eigenartig geformten, mehrstrahligen Gebilde, welche CLAUS beschrieb (1886, Tafel V, Fig. 5), liegen inmitten von Zellgruppen. Die Bilder zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit den von PURCELL für die Augen der Phalangiden beschriebenen.

Beide Organe zeigen in ihrem Bau gewisse Strukturen, die ihre Deutung als lichtempfindliche Organe, d. h. als wenig entwickelte oder aber als rudimentär gewordene Augen nahe legen. Da man über ihre Herkunft so wenig und nichts Genaueres über ihre embryonale Entwicklung weiß, so ist es um so schwieriger, die richtige Deutung für die Organe zu finden und sie mit den bei anderen Arthropoden vorkommenden zu vergleichen.

PATTEN beschrieb von der *Limulus*-Larve ein Organ, welches nach seiner Darstellung dieselbe Lage einnimmt wie das sogenannte Geruchsorgan des ausgebildeten Thieres und von ihm als ein »primitives Geruchsorgan« in Anspruch genommen wird. Die Beschreibung stimmt in mancher Hinsicht mit dem »Kolbenzellenorgan« von CLAUS überein. Jedenfalls aber bringt PATTEN das Frontalorgan von *Branchipus* in Beziehung zu dem »medianen Nerven und der medianen

olfactory region« von *Limulus*, während das »Kolbenzellenorgan« mit den seitlichen Nerven und primitiven Sinnesorganen von *Limulus* gleichwerthig sein soll. Neuerdings vergleicht HEYMONS das Frontalorgan der Crustaceen mit dem sogenannten TÖMÖSVARY'schen Organ der Myriopoden und er ist in ähnlicher Weise wie auch GOODRICH geneigt, diese Organe auf entsprechende Sinnesorgane der Anneliden zurückzuführen. Thatsächlich wird man die bei den primitivsten Crustaceen vorkommenden frontalen Sinnesorgane für eine sehr frühe Erwerbung ansehen dürfen, und wenn wir auch keinen Beweis haben, so ist es doch nicht unwahrscheinlich, dass sie auf die Anneliden-ähnlichen Vorfahren der Arthropoden zurückzuführen sind.

Auf die wichtige Frage der Verlagerung der ersten Antenne und ihres Ganglions nach vorn, bezw. auf ihre Verschiebung nach hinten, wie sie sich aus meinen eigenen, wie den Untersuchungen früherer Autoren ergiebt, beabsichtige ich jetzt eben so wenig einzugehen, wie auf die von anderen Forschern bereits sehr eingehend gewürdigte theoretische Bedeutung der Zusammensetzung des Gehirns aus verschiedenen Abschnitten. Ganz besonders möchte ich dies aus dem Grunde noch nicht thun, weil meine Beobachtungen bezüglich des ersteren Punktes bei den verschiedenen untersuchten Formen zu differenten Ergebnissen führten, und weil sie offenbar noch nicht ausgedehnt genug sind, um schon jetzt weitere Schlussfolgerungen auf sie gründen zu dürfen. Dagegen hoffe ich, diesen Fragen durch spätere Untersuchungen näher treten und eine Vervollständigung der hier mitgetheilten Befunde bieten zu können. Erwähnen möchte ich hier nur, wie aus neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Crustaceen, z. B. denen von PEDASCHENKO und DELLA VALLE (*Lernaea* und *Gammarinen*) mit Sicherheit hervorzugehen scheint, dass die Antennenganglien, und zwar auch diejenigen der ersten Antenne postoral und ventral angelegt werden, um erst späterhin eine Verschiebung nach vorn durchzumachen. Ganz ähnlich lauten die Beobachtungen und Anschauungen in dem schon Eingangs erwähnten neuen Werk von HEYMONS über die Myriopoden-Entwicklung, in welchem die Antennensegmente bezw. die betreffenden Hirnabschnitte ebenfalls als postoral angesehen werden. Die Tendenz zu einer Vorwärtsverschiebung der Antennennerven ergiebt sich auch aus meinen eigenen Beobachtungen, wobei ich zunächst von *Apus* absehe, bei welcher Form andere Verhältnisse mitzusprechen scheinen. Gerade

das letztere Verhalten zeigt, dass wohl nur ausgedehntere Untersuchungen der Embryonal- und Larven-Entwicklung eine Klärung dieser Fragen zu bringen vermögen.

Marburg, im August 1901.

Litteratur.

A. Brauer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.

C. Claus, 1) Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Abhandl. Akad. Wiss. Göttingen. Bd. XVIII. 1873. — 2) Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1886. — 3) Das Medianauge der Crustaceen. Ebenda. Bd. IX. 1891.

G. Ficker, Zur Kenntnis der Entwicklung von Estheria tinariensis. Bals. Cris. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXXIV. 1876.

E. S. Goodrich, On the relation of the Arthropod Head. to the Annelid Prostomium. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XL. 1898.

E. Grube, Bemerkung über die Phyllopoden. Arch. f. Naturgesch. Bd. XIX. 1853.

E. Hérouard, Organes frontaux, glande unicellaire. Bull. Soc. Zool. France. Tome XX. p. 68—70. 1895.

R. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. 1901.

N. Joly, Recherches zool. anat. et physiologiques sur l'Isaura cycladoides (Estheria) nouveau genre etc. Ann. Sc. Nat. (2.) Vol. XVII. 1842.

Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft II. Jena 1892.

E. Ray Lankester, On the primitive cell-layers. Ann. Mag. Nat. Hist. 4 ser. Vol. XI. 1873. — Ders., Observations and reflexions on the appendages and on the nervous system of Apus cancriformis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXI. 1881.

F. Leydig, Über Artemia salina und Branchipus stagnalis. Diese Zeitschr. Bd. III 1851.

A. S. Packard, On the structure of the brain of the Sessile-eyed Crustacea. Mem. of the National Academy of Science. 1887.

W. Patten, On the Morphology and Physiology of the Brain and Sense Organs of Limulus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXV. 1894. — Ders., Segmental Sense Organs of Arthropods. Journ. of Morphol. Vol. II. 1889.

D. D. Pedaschenko, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis. Travaux Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. T. XXVI. 1898.

P. Pelseneer, Observations on the Nervous System of Apus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV. 1885.

F. Purcell, Über den Bau der Phalangidenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

H. Reichenbach, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandl. Senckenb. Ges. Frankfurt. Bd. XIV. 1886.
P. Samassa, Das Centralnervensystem der Cladoceren. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
A. Della Valle, Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora. 20. Monogr. 1893.
H. Viallanes, Étud. histol. et organolog. sur les centres nerveux et les organes des sens des Arthropodes. Ann. Sc. Nat. 7. sér. Tome XIV. 1893.
G. Zaddach, De apodis cancriformis Schaeff. Anatome et historia evolutionis. Diss. inaug. zootomica. Bonnae 1841.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind auf der Höhe des Objekttisches mit dem Zeichenapparat entworfen. Der Darm ist gelb gehalten, Nephridien, Muskeln und andere innere Organe wurden nur angedeutet.

Buchstabenerklärung:

a_1, erste Antenne;
a_2, zweite Antenne;
ad, Antennendrüse;
au, Auge;
c, lichtbrechender Körper des Frontalorgans;
d, Darm;
eg, Eingeweidenervenganglion;
fc, vordere Fortsetzung der Schlundkommissur;
g, Gehirn;
ga_1, Ganglion der ersten Antenne;
ga_2, Ganglion der zweiten Antenne;
gc, Gehirnkommissur bei *Estheria*;
hc, Hypodermiszellen;
ma, Medianauge;
na_1, Nerv der ersten Antenne;
na_2, Nerv der zweiten Antenne;
oe, Ösophagus;
opt, Augenganglion;
pc, Procerebrum;
pgc, Zellfortsätze im Frontalorgan;
poc, postorale Kommissuren;
qc_1, Querkommissur des Procerebrum;
qc_2, Querkommissur der ersten Antenne;
r, rhabdomähnliche Gebilde im Frontalorgan;
sc, Schlundkommissur;
stb, Stäbchen;
sz, Sinneszellen im Frontalorgan;
usg, unteres Schlundganglion;
vl, Vorderlappen des Gehirns;
y, die großen Zellen des frontalen Sinnesorgans;
z, Ganglienzellgruppen im Gehirn von *Branchipus*.

Tafel XXIX.

Fig. 1—3. Querschnitte durch die Nauplius-Larve von *Estheria*.

Fig. 1. Durch die vordere Partie des Gehirns. Hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 4.

Fig. 2. Durch den hinteren Theil des Gehirns. Zeiss Oc. 3, Obj. E.

Fig. 3. Durch das untere Schlundganglion. Hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 4.

Fig. 4 u. 5. Querschnitte durch das Gehirn des Metanauplius von *Branchipus torticornis*. Hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 4.

Fig. 6—8. Querschnitte durch eine Larve von *Apus* von 1,7 mm Länge. Zeiss D, Comp.-Oc. 4.

Fig. 9. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Artemia salina*, im erwachsenen Zustand. Zeiss A, Comp.-Oc. 4.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch das Frontalorgan von *Artemia salina*. Zeiss Comp.-Immers. 1/12, Comp.-Oc. 6.

Fig. 10*a*. Ende der Zellfortsätze aus dem frontalen Sinnesorgan von *Artemia* mit den Stäbchen.

Fig. 11*a* u. *b*. Gruppe von Sinneszellen mit den rhabdomartigen Gebilden aus dem Frontalorgan eines halb erwachsenen *Branchipus torticornis*. Zeiss hom. Immers. 1/12, Comp.-Oc. 8.

Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges.

Von

Dr. K. Escherich

(Straßburg i. E.).

Mit Tafel XXX.

Es ist schon viel über die Entwicklung des Nervensystems der Insekten gearbeitet worden, und dennoch sind wir heute weit davon entfernt, den Vorgang in allen seinen Details zu verstehen. Ungelösten Fragen begegnen wir auf Schritt und Tritt, und es sind nicht gerade die unwichtigsten Punkte, über die wir die Autoren verschiedener Meinung sehen: ich nenne nur die Bildung der peripheren Nerven und der Punktsubstanz, die Entstehung des Neurilemms, die Bedeutung und das Schicksal des sogenannten Mittelstranges etc. Besonders letzterer, der Mittelstrang, hat seit seiner Entdeckung durch HATSCHEK (77) die Embryologen in hohem Maße interessirt; — sein Verhalten während der Entwicklung ist ja auffallend genug, und da er ferner nicht nur bei den Insekten, sondern auch bei den übrigen Arthropoden und den Anneliden in mehr oder weniger modificirter Form beobachtet worden, so dürfte die genaue Kenntnis desselben auch für stammesgeschichtliche Folgerungen von großem Nutzen und großer Bedeutung sein.

Den Mittelstrang und seine Geschichte zu verfolgen, machte ich mir daher zur ersten Aufgabe, als ich zur Bearbeitung der Organogenese der *Musciden* schritt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sollen in der vorliegenden kleinen Abhandlung mitgetheilt werden.

Die Ansichten, die bisher über die Bedeutung des Mittelstranges ausgesprochen wurden, sind vielfach recht verschieden. Nur darüber stimmen die meisten Autoren mit einander überein, dass man bezüglich seines Schicksals unterscheiden müsse zwischen der intra- und interganglionalen Strecke desselben. In der ersteren Region soll nach

den einen Autoren der Mittelstrang an der Bildung der Ganglien und vor Allem der Querkommissuren mitbetheiligt sein (Hatschek [77], Grassi [84], Graber [90], Heymons [95], Carrière [97]); andere dagegen (Wheeler [93] etc.) bestreiten dies oder lassen die Betheiligung des Mittelstranges am Aufbau der Ganglien nur eine ganz geringe sein. Größer noch ist die Meinungsdifferenz bezüglich der interganglionalen Strecke: während nämlich diese nach einigen Forschern mit der Bildung des Nervensystems gar nichts zu thun hat, und entweder zu Endoskelettstücken zur Anheftung von Muskeln werden oder überhaupt ganz der Rückbildung unterliegen soll (Hatschek, Ayers [84], Wheeler), betheiligt sich nach anderen (Graber, Heymons, Carrière) auch die interganglionale Region des Mittelstranges an der Bildung der Ganglien, indem ihre Elemente zu dem sog. »hinteren Medianlager« zusammentreten sollen.

Meine Untersuchungen an Musciden führten mich zu wesentlich anderen Resultaten: nach ihnen entsteht nämlich aus dem Mittelstrang ein unpaarer medianer, zwischen den beiden Seitensträngen verlaufender Nervenstrang, der in jedem Segment Anschwellungen zeigt und auf der Höhe der Segmentgrenzen je ein Paar feiner Äste lateralwärts entsendet. Wenn wir die Lage dieses Stranges berücksichtigen, so unterliegt es keinem Zweifel, dass wir in ihm den von Leydig (64) von vielen Insekten beschriebenen ventralen, unpaaren Mediannerv (den »eigentlichen Sympathicus«), oder die von Newport (32) an der Raupe von *Sphinx ligustri* entdeckten sogenannten Nervi respiratorii sive transversi vor uns haben.

Dass wir erst heute zu dieser Erkenntnis kommen, muss uns fast Wunder nehmen; denn nachdem die Entstehungsweise des Schlundnervensystems durch Wheeler, Heider, Heymons etc. bekannt geworden, lag doch die Frage nach der Bildung des von Leydig so eingehend beschriebenen »eigentlichen Sympathicus«, den ich fernerhin einfach als »ventralen Mediannerv« bezeichnen werde, gewiss sehr nahe. Trotzdem aber wurde diese Frage merkwürdigerweise niemals gestellt, wie denn überhaupt seit Leydig's oben erwähnten klassischen Untersuchungen das genannte Nervensystem beinahe in Vergessenheit gerathen ist.

In Folgendem soll nun die Entwicklung des Bauchmarkes nach Beobachtungen an *Lucilia caesar* eingehender geschildert werden, und zwar an der Hand von drei Stadien.

Die erste Anlage des ventralen Nervensystems sehen wir dann auftreten, wenn die Trennung der Keimblätter vollzogen ist, also am Beginn der »vierten Entwicklungsperiode«[1]. Wir finden zunächst zu beiden Seiten der Medianlinie die regelmäßige epithelartige Anordnung des Ektoderms gestört und zwar durch große rundliche Zellen, die entweder zwischen den Ektodermzellen an der Oberfläche liegen (s. Fig. 2 und 4*a*), oder der Ektodermschicht an ihrer Innenseite angelagert sind. Im ersteren Fall werden die hohen Cylinderzellen durch die neu entstehende runde Zelle aus einander gedrängt, so dass eine Lücke zwischen jenen entsteht (Fig. 2); im zweiten Fall liegen die fraglichen großen Zellen in halbkreisförmigen Ausschnitten der Ektodermschicht, die sich meistens über zwei bis drei Ektodermzellen erstrecken (Fig. 1—5 *b*). Die Zahl, die Größe und die Lage der neuen großen Zellen, die wir mit WHEELER und den übrigen Embryologen als »Neuroblasten« bezeichnen wollen, variirt ungeheuer und ist fast auf jedem Querschnitt anders. Dabei ist jedoch nicht etwa an segmentale Verschiedenheiten zu denken, denn die Segmentation lässt in diesem Stadium irgend welchen Einfluss auf die lateralen Neuroblastengruppen noch nicht erkennen. Oft sehen wir die Neuroblasten dicht gedrängt (Fig. 1 und 4) der Mittellinie genähert; oft breiten sie sich ziemlich weit lateralwärts aus (Fig. 2, 3 und 5), und mitunter treffen wir auch einzelne Neuroblasten ganz isolirt seitabwärts stehen (Fig. 5).

In dieser variablen Anordnung ziehen nun die beiden lateralen Neuroblastenstreifen durch den ganzen Embryo von der Afteröffnung bis zur Mundöffnung, und noch weiter nach vorn, in den Gehirnanlagen endigend[2]. Eine getrennte Anlage von Gehirn und Bauchmark, wie sie WILL (88) von den Aphiden beschrieben hat, und wie sie auch bei Anneliden vorkommen soll, ist jedenfalls bei unserem Objekt nicht zu beobachten. Eben so wenig fand ich bei *Lucilia* eine zeitliche Differenz in dem Erscheinen der Neuroblasten in der Kopf- und der Schwanzregion; dieselben treten vielmehr gleichzeitig in allen Regionen über den ganzen Embryo hin auf, während ja bei anderen Insekten (*Gryllotalpa*, *Chalicodoma* etc.) eine von vorn nach hinten allmählich fortschreitende Differenzirung der Neuroblasten stattfinden soll (KOROTNEFF [85], CARRIÈRE [97] u. A.).

Die Neuroblasten unterscheiden sich von den gewöhnlichen

---

[1] Über die Dauer dieser Periode siehe meine Keimblätterarbeit (ESCHERICH, 01) p. 307.

[2] Vgl. Fig. 77 (Taf. XIV) meiner Keimblätterarbeit.

Epithelzellen sowohl durch ihre Größe und ihre rundliche oder querovale Form, als auch durch eine dunklere Färbung ihres Protoplasmas. Nur auf der den Epithelzellen zugewandten Seite lassen sie eine helle, fast ungefärbte schmale Randzone erkennen, wodurch natürlich die Grenzen zwischen ihnen und den Epithelzellen noch deutlicher hervortreten. Auch die Kerne der Neuroblasten zeichnen sich von denen der letzteren durch eine größere Gestalt und hellere Färbung aus.

Was die Genese der Neuroblasten betrifft, so entstehen letztere nach meinen Beobachtungen nicht nur durch Abspaltung (tangentiale Theilung) von den Ektodermzellen, sondern auch durch direkte Umwandlung solcher. Letztere Entstehungsart ist an den an der Oberfläche gelegenen Neuroblasten (Fig. 2 und 4*a*) deutlich zu sehen. Solche Neuroblasten müssen dann natürlich aus der Epithelschicht herauswandern, um nach innen zu gelangen, und man trifft daher bei diesen meistens auch die oben schon erwähnten intercellulären Lücken im Epithel, durch die die Wanderung stattfinden kann (Fig. 2).

Eine ähnliche Ansicht bezüglich der Neuroblastengenese ist übrigens schon mehrfach geäußert worden; Korotneff (85) z. B. schreibt darüber: »Einige der Ektodermzellen, welche die Nervenauftreibung bedecken, fangen an zu wachsen und ihre Kerne vergrößern sich bedeutend .....« »Hat sie (d. h. die Neuroektodermzelle) eine bestimmte Größe erreicht, so sinkt sie in die Tiefe des Ektoderms und wird von den benachbarten, unveränderten Zellen bedeckt« (p. 589). — Auch Tichomiroff (82), Carrière, Heymons u. A. nehmen theilweise eine derartige Entstehungsweise für die Neuroblasten an.

Nachdem nun die Neuroblasten so gebildet sind, beginnen sie Ganglienzellen zu produciren, indem sie durch mehrfach sich wiederholende Theilungen eine Anzahl kleinere Zellen hervorgehen lassen (s. Fig. 2 *b*), ein Vorgang, der schon von mehreren Autoren in ziemlich übereinstimmender Weise beschrieben wurde. Eine solch regelmäßige Anordnung der Ganglienzellen zu Säulchen, wie sie Wheeler (93) von *Xiphidium* beschreibt und abbildet, findet sich allerdings bei den Musciden nicht. Die Theilungen finden hier vielmehr nach verschiedenen Richtungen statt, so dass die Abkömmlinge eines Neuroblast oft in unregelmäßigen Haufen letzteren umgeben. In dieser Beziehung decken sich meine Befunde mehr mit denen Carrière's und Heymons' (95), die bei ihren Objekten ebenfalls eine große Unregelmäßigkeit in der Zahl und Lage der Neuroblasten und ihrer Abkömmlinge fanden.

Zwischen den beiden lateralen, Neuroblasten producirenden Ektodermfeldern hat sich die Bauchwand längs der Medianlinie zu einer mehr oder weniger tiefen Rinne eingesenkt, die von HATSCHEK als »Primitivfurche« bezeichnet wurde, im Gegensatze zu den diesen begrenzenden lateralen Partien, den »Primitivwülsten«. Der Boden der Rinne wird von zwei bis drei meist cylindrischen Zellen gebildet, die in ihrer Form den Ektodermzellen ähneln, in ihrer Struktur aber entschieden den Neuroblasten näher stehen. Doch sind sie von den letzteren meist nicht schwer zu unterscheiden durch die hellere, oft einen gelblichen Ton zeigende Färbung, und durch eine gröbere netzig-alveoläre Struktur; ferner ist auch der Kern weniger differenzirt gefärbt und oft nur schwer zu sehen. Diese Zellen, die also zwischen den beiden lateralen Neuroblastenreihen liegen, bilden den »Mittelstrang«. Die Primitivrinne und damit auch letzterer reichen von der Mund- bis zur Afteröffnung.

In diesem langen Verlauf bleibt der Mittelstrang nicht etwa vollkommen unverändert und gleichmäßig, sondern er lässt vielmehr, sowohl bezüglich seiner Breite als auch bezüglich seiner Zusammensetzung deutlich eine Segmentirung erkennen — im Gegensatze zu den Seitensträngen. Welcher Art die segmentalen Abänderungen des Mittelstranges sind, sollen die Querschnitte (Fig. 1—5) der ersten Serie veranschaulichen: auf dem ersten Schnitt (Fig. 1), der ungefähr in der Gegend der Segmentgrenze geführt ist, sehen wir den Mittelstrang aus vier Zellen bestehen, von denen drei hohe Cylinderzellen darstellen, während die vierte queroval ist und den ersteren an der Innenseite anliegt, und zwar in ganz ähnlicher Weise wie die lateralen Neuroblasten den Ektodermzellen. Der nächste Schnitt (Fig. 2), der etwas weiter hinten (distalwärts) gelegen ist, zeigt uns aufs deutlichste, dass die querovale (vierte) Zelle ein Abkömmling von der mittleren der drei ersten cylindrischen Zellen ist. Die beiden seitlichen Zellen bleiben dagegen ungetheilt und umrahmen die mittleren auf beiden Seiten. Diese Anordnung der Zellen ist für die Segmentgrenzen- (also interganglionale) Region überaus charakteristisch und bleibt bis in spätere Stadien bestehen, was für die sichere Orientirung von großem praktischen Werthe ist.

Gehen wir einige Schnitte weiter nach hinten, etwa bis an die Grenze des vorderen Segmentdrittels, so ändert sich das Bild auffallend, und wir finden hier nur zwei schmale, cylindrische Zellen (s. Fig. 3). Übrigens ist dieses Bild bei Weitem nicht so charakteristisch und beständig wie das eben beschriebene, indem hier

manchmal sogar nur eine Zelle vorhanden ist, oder die beiden Zellen schmäler ev. anders geformt erscheinen, wie auf unserer Figur.

Nach kurzem Verlauf in dieser geringen Entfaltung (nach zwei bis drei Schnitten schon) wird der Mittelstrang wieder stärker und besteht jetzt wieder aus drei Zellen. Dieselben sind gewöhnlich an ihrem äußeren Ende schmäler als in ihrem inneren; außerdem ist zuerst häufig die mittlere Zelle länger als die beiden seitlichen und springt in Folge dessen etwas nach innen vor (s. Fig. 4). Auf dem letzten Schnitt dagegen (Fig. 5), der, wie wir später sehen werden, der Lage nach der hinteren Querkommissur des Ganglions entspricht, sind die drei Zellen wieder annähernd von gleicher Länge, doch zeichnen sich hier die beiden seitlichen Zellen von der mittleren dadurch aus, dass sie an ihren lateralen Ecken zu einem langen und schmalen Fortsatz ausgezogen sind, der sogar noch über die lateralen Neuroblasten ein wenig herübergreift.

Auf den folgenden Schnitten sehen wir wieder drei einfache Zellen, bis wir nach drei bis fünf Schnitten wieder zu der charakteristischen Anordnung der vier Zellen, von der wir ausgegangen sind, gelangen. In dieser hier geschilderten Weise wechseln nun die Bilder ziemlich regelmäßig mit einander ab, und zeichnen sich dabei besonders die in Fig. 1 und 2 und Fig. 5 dargestellten durch eine große Konstanz aus. In den dazwischen liegenden Regionen dagegen treffen wir, wie ja auch oben schon erwähnt, mancherlei Abweichungen, aber meist von ganz untergeordneter Bedeutung.

Versuchen wir nun, uns ein Gesammtbild von dem eben besprochenen Entwicklungsstadium des ventralen Nervensystems zu machen, so haben wir also zu unterscheiden 1) einen unpaaren Abschnitt (Mittelstrang), der den Boden der Primitivrinne bildet und eine deutliche Segmentirung zeigt, und 2) einen paarigen Abschnitt (Seitenstränge), der zu beiden Seiten des ersteren an der Bauchseite entlang zieht, aus unregelmäßigen Neuroblastengruppen besteht und nicht segmentirt ist.

Ein ganz ähnliches Bild führt uns Wheeler (93) in seiner Fig. 30 (Taf. III) von *Xiphidium* vor: auch hier sehen wir den »Mittelstrang«, der als kontinuirlicher Strang zwischen lateralen Neuroblastenreihen eingebettet ist, segmentale, interganglionale Anschwellungen zeigen, welche ihre größte Ausdehnung in der Höhe der Segmentgrenzen erreichen und welche durch das Vorhandensein je eines großen Neuroblasts (*mnb*) ausgezeichnet sind. Letzterer entspricht ohne

Zweifel der mittleren Zelle in der Vierzellenregion bei *Lucilia* (s. Fig. 2 *mb*).

Vollkommen übereinstimmend mit meinen Befunden sind auch die Angaben von HEYMONS (95) über *Forficula*. Man betrachte nur die HEYMONS'sche Fig. 11 (Taf. II), die bezüglich des Mittelstranges sich genau mit meiner Fig. 2 deckt: hier wie dort haben wir eine große Mittelzelle, die durch Theilung nach innen eine kleinere Zelle abgegeben hat, und die beiderseits von schmalen Cylinderzellen umrahmt wird.

Auch die zweite Figur, die HEYMONS von diesem Stadium giebt, (Fig. 12, Taf. II.), und die einen Querschnitt durch die ganglionale Region darstellt, stimmt recht gut mit meiner Fig. 5 überein, nur scheinen dort mehr als drei Zellen den Mittelstrang zu bilden.

Jedenfalls können wir daraus, dass bei den so verschiedenen Ordnungen der Dipteren, Orthopteren und Dermapteren solch weitgehende Übereinstimmungen bezüglich der Bildung des Mittelstranges bestehen, mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, dass derselbe Bildungsmodus auch für die übrigen Insekten gilt.

Wir kommen nun zu dem zweiten Entwicklungsstadium. Die Differenzirung der drei aus dem Ektoderm hervorgehenden Systeme (Epidermis, Seitenstränge und Mittelstrang) ist schon bedeutend weiter fortgeschritten: die Seitenstränge haben sich von dem Ektoderm losgelöst und sind selbständig geworden; letzteres erscheint viel regelmäßiger und flacher, und die Mittelstrangzellen endlich haben an Größe beträchtlich zugenommen. In Folge dieser Größendifferenz zwischen Epidermis- und Mittelstrangzellen ist natürlich auch die Verbindung der beiden nicht mehr so innig wie im vorhergehenden Stadium, und hängen die letzteren jetzt nur noch an den zugespitzten äußeren Enden mit den ersteren zusammen (s. Fig. 6—10). Ferner sehen wir jetzt die Primitivrinne stark rückgebildet und verflacht, indem sich ihre Ränder beträchtlich genähert haben, hier und da sogar schon bis zur Berührung (s. Fig. 8). Im letzteren Fall ist der Mittelstrang bereits von der Oberfläche etwas abgerückt und es bedarf jetzt nur noch eines kleinen Schrittes bis zur Trennung desselben von der Epidermis.

Betrachten wir nun die hierhergehörigen Figuren 6—10 im Einzelnen etwas näher, so fällt uns in Fig. 6 sofort die große Ähnlichkeit bezüglich der Zellanordnung des mächtig entfalteten Mittelstranges mit der Vierzellenregion des vorigen Stadiums auf. Hier wie dort

sind die mittleren Neuroblasten (*mb*) beiderseits eingefasst von hohen cylindrischen Zellen (*ma* und *ma'*); nur sind letztere jetzt bedeutend länger und schmäler geworden, und umgreifen erstere auch auf der Ventralseite, indem sie sich in der Medianlinie vereinigt haben. Außerdem sind zu den uns bekannten charakteristischen vier Zellen noch einige (zwei bis drei) schmale spindelförmige Zellen (*mc*) hinzugetreten, die der dorsalen, breiten Seite des Mittelstranges anliegen, in querer Richtung verlaufend. Sie ragen auf beiden Seiten noch etwas über den Mittelstrang hinaus und begrenzen so eine kurze Strecke weit die beiden Seitenstränge auf der Dorsalseite (s. Fig. 6).

Was nun diese letzteren betrifft, so sehen wir dieselben von dem Epithel schon vollkommen losgelöst, und mehr oder weniger zu soliden runden oder ovalen Zellhaufen zusammengeballt. An der ventralen und äußeren Seite derselben kann man noch deutlich die Neuroblasten des vorigen Stadiums erkennen, während die von ihnen abstammenden, innen gelegenen Zellen vielfach modificirt, schmal, cylindrisch oder zugespitzt erscheinen.

Der folgende Schnitt (Fig. 7) zeigt noch ein ganz ähnliches Bild wie der vorhergehende; nur fehlen hier die dorsalen, querverlaufenden Zellen des Mittelstranges, oder man sieht vielmehr nur noch wenige Reste davon (*mc*). Auch die Seitenstränge zeigen im Allgemeinen die nämliche Konfiguration wie oben geschildert.

Mit dem Querschnitt (Fig. 8) kommen wir in diejenige Region, wo der Mittelstrang am schwächsten ausgebildet ist, entsprechend etwa der Fig. 3 des vorigen Stadiums. Während aber dort der Mittelstrang aus zwei Zellen bestand, sehen wir hier doppelt so viel; auch ihre Form hat sich etwas verändert, indem nämlich ihre äußeren Enden zugespitzt sind, und derart gegen einander konvergiren, dass sie in einem Punkte zusammentreffen. Dieser Punkt liegt aber in unserem Schnitt nicht mehr direkt an der Oberfläche, sondern ist dadurch, dass die Ränder der Primitivfurche sich in der Medianlinie wenigstens oberflächlich bereits vereinigt haben, etwas davon abgerückt. D a m i t i s t n a t ü r l i c h a u c h d e r Z u s a m m e n h a n g d e s M i t t e l s t r a n g e s m i t d e r E p i d e r m i s b e d e u t e n d l o c k e r e r g e w o r d e n , u n d s o d e r P r o c e s s d e r v o l l s t ä n d i g e n T r e n n u n g d e r b e i d e n e i n g e l e i t e t.

Der nächste Schnitt, Fig. 9, ist nicht weit hinter dem eben besprochenen gelegen und entspricht der Fig. 4 des vorigen Stadiums. Der Mittelstrang besitzt hier ungefähr die Form eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen rechter Winkel ventralwärts gerichtet ist. Er ist

aus einer Anzahl (fünf bis sechs) unregelmäßig geformter Zellen zu-zusammengesetzt.

Auf dem folgenden Schnitt Fig. 10 sehen wir den Mittelstrang aus drei großen Zellen bestehen, von denen die beiden seitlichen (*my*) lateralwärts gerichtete Fortsätze zeigen und die mittlere (*mx*) innen abgerundet ist, und die in ihrer Gesammtheit ein stumpfwinkliges Dreieck bilden. Die drei Zellen, vor Allem die beiden seitlichen, sind auffallend schwach gefärbt, eben so ihre Kerne, mit Ausnahme der Nucleolen, die eine sehr intensive dunkle Färbung zeigen. Dadurch unterscheiden sie sich charakteristisch von den übrigen Mittelstrangzellen, und ermöglichen sie uns, diese Region stets leicht wieder zu erkennen.

Ein Punkt ist noch besonders hervorzuheben an unserem Schnitt: wir sehen nämlich durch den Mittelstrang eine deutliche quere Trennungslinie hindurchziehen, die die im Ektoderm steckende kleine Partie von dem frei ins Innere ragenden, bei Weitem größeren Theil des Mittelstranges scheidet. Es löst sich also hier nicht der ganze Mittelstrang aus dem Verbande des Ektoderms los (wie auf den vorhergehenden Schnitten), sondern es bleibt ein, wenn auch nur ganz kleiner Rest, in demselben zurück. Dieser Mittelstrangrest, der an seiner Struktur nicht schwer zu erkennen ist, ist später, wenn die drei Zellen schon etwas weiter von der Bauchwand abgerückt sind, oft noch deutlich im Ektoderm zu sehen

Trotzdem also hier der Mittelstrang eine Trennung in zwei Theile erfahren hat, wäre es ganz verfehlt, von einer Sonderung in eine dermatogene und neurogene Schicht zu sprechen. Eine solche setzt ja eine richtige Zell- und Kerntheilung voraus, während es sich in unserem Fall wohl nur um eine mechanische Trennung, um eine Zerreißung, veranlasst durch das enorme Wachsthum des nach innen ragenden Theils des Mittelstranges, handeln dürfte. Der im Ektoderm zurückgebliebene kleine Rest besteht ja lediglich aus kernlosen Fragmenten, die denn auch wahrscheinlich bald zu Grunde gehen werden.

Unsere Befunde bezüglich der Trennung des Mittelstranges vom Ektoderm stimmen — besonders wenn wir auch das Verhalten der Fig. 8 und 9 berücksichtigen — ganz mit denjenigen CARRIÈRE's an *Chalicodoma* überein, wonach »das gesammte Zellmaterial des Bodens der Neuralrinne in der Bildung des Mittelstranges aufgeht, während seine Überdachung durch das Zusammenschließen der im Bereich der Primitivwülste erzeugten Hypodermis erfolgt«. Anderer

Meinung dagegen sind GRABER (90), HEYMONS (95) u. A., indem nach diesen Autoren auch im Bereich der Primitivrinne wenigstens theilweise eine Sonderung in neurogene und dermatogene Zellen stattfinden soll.

Dieses eben besprochene zweite Entwicklungsstadium lehrt uns also Folgendes: 1) Die Seitenstränge lösen sich (zeitlich vor dem Mittelstrang) vom Ektoderm ab und bilden jetzt zwei selbständige Stränge. 2) Der Mittelstrang entfaltet sich mächtig, hauptsächlich durch Vergrößerung seiner Elemente, weniger durch Vermehrung derselben, und zeigt im Querschnitt die Form eines Dreiecks. 3) Der Zusammenhang des Mittelstranges mit Ektoderm ist ein viel lockerer geworden, indem ersterer nur mit der äußersten, schmalen Spitze in das letztere eingekeilt ist. 4) Die Primitivrinne verflacht sich mehr und mehr, indem ihre Ränder sich nähern und sich schließlich vereinigen, wodurch 5) der ganze Mittelstrang von der Oberfläche abgerückt und seine Trennung von der Epidermis eingeleitet wird. 6) Mittelstrang und Seitenstränge stehen mit einander in keinerlei Verbindung, sondern sind völlig getrennt und unabhängig von einander.

Das nächste und zugleich letzte Entwicklungsstadium, das hier besprochen werden soll, ist reichlich älter als das vorhergehende, und zeigt schon ganz deutlich die typische Gestaltung des Bauchmarkes[1]. Als hauptsächlichste Veränderung fällt uns zunächst auf, dass der Mittelstrang nun vollständig aus dem Verbande des Ektoderms herausgetreten ist und zusammen mit den Seitensträngen sich ziemlich tief nach innen versenkt hat. Ventral wird der Bauchstrang jetzt begrenzt von einer zu Muskeln werdenden Mesodermschicht, die sich zwischen ersterem und der Körperwand eingeschoben hat (Fig. 11 *mus*), und dorsal grenzt er an den Darm, resp. an die Muscularis desselben (Fig. 11 *Da*).

Wenn wir ferner den Flächenschnitt (Fig. 17) betrachten, so bemerken wir als weitere Veränderung, dass die Seitenstränge viel mächtiger entwickelt sind als vorher und dass sie nun auch eine deutliche Segmentirung zeigen, d. h. dass man an ihnen jetzt

[1] Leider gelang es mir nicht, ein die beiden letzten Stadien verbindendes Zwischenstadium in einer vollständigen Serie zu erhalten. Das einzige Präparat, das mir von einem solchen Stadium vorliegt, ist größtentheils missglückt. Trotzdem konnte ich davon wenigstens einige Schnitte (Fig. 19 u. 20), die uns werthwolle Anhaltspunkte bezüglich der Entstehung der Punktsubstanz geben, gebrauchen.

eine ganglionale und interganglionale Region unterscheiden kann. — Ein anderes neues Moment erblicken wir sodann im Auftreten der sogenannten Punkt- oder Fasersubstanz. Dieselbe durchzieht die Seitenstränge, dem medianen Rande derselben genähert, in ihrem ganzen Verlaufe von vorn bis hinten als sogenannte Längskommissuren, und in der ganglionalen Region treten diese Längsstämme durch zwei Querkommissuren (die vordere und hintere) mit einander in Verbindung. Außerdem sehen wir noch zwischen den letzteren beiden Kommissuren nach außen, etwas schräg nach vorn gerichtet, jederseits einen feinen Strang von Punktsubstanz ausgehen, der in den peripheren Nerven seine Fortsetzung findet.

Bezüglich des Mittelstranges ist noch hervorzuheben, dass die Segmentirung, die im vorigen Stadium bereits zu erkennen war, jetzt noch viel ausgesprochener zu Tage tritt, indem er nun in stark angeschwollene, verbreiterte Abschnitte und in dünne strangartige, letztere verbindende Regionen zerfällt, also ähnlich wie die paarigen Seitenstränge in Ganglien und Kommissuren, jedoch mit diesen alternirend. Von den ersteren, von den Anschwellungen des Mittelstranges, gehen nach jeder Seite je ein langer plasmatischer Fortsatz (Nerv), senkrecht zur Längsachse gerichtet nach außen (Fig. 17 *n.tr*). In der dazwischenliegenden strangartigen Region ist der Mittelstrang zweimal unterbrochen von den beiden Querkommissuren, und wir werden später sehen, dass er an diesen Stellen mit dem paarigen Nervensystem in Verbindung tritt und sogar auch an der Bildung der Kommissuren mitbetheiligt ist.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Querschnitte über, so zeigt uns der erste Schnitt der hierher gehörigen Serie, Fig. 11, das Verhalten des Bauchstranges in der Höhe der Segmentgrenze, was etwa der Mitte der interganglionalen Region der Seitenstränge entspricht. Wir sehen hier Mittelstrang und Seitenstränge vollkommen isolirt von einander. Letztere besitzen einen annähernd runden Querschnitt und bestehen größtentheils aus Zellen von ganz ungleicher Größe und Form. Dorsal, ganz der Oberfläche genähert, sehen wir die Punktsubstanz, die hier eine ganz schwache Entwicklung zeigt und etwa den Raum einer mittelgroßen Zelle einnimmt. Sie ist allseits von Ganglienzellen eingeschlossen, nur dorsalwärts liegt sie eine kleine Strecke weit frei an der Oberfläche.

Zwischen den beiden so beschaffenen Seitensträngen ist der Mittelstrang gelegen; er füllt aber keineswegs den ganzen Zwischenraum zwischen jenen aus, sondern lässt vielmehr jederseits noch eine

ziemliche Lücke frei. Was den feineren Bau des Mittelstranges betrifft, so zeigt derselbe noch die nämliche charakteristische Zusammensetzung, wie wir ihn in dem vorhergehenden Stadium auf dem Schnitte Fig. 6 bereits kennen gelernt haben, und die weiterhin auf die Vierzellenfigur des jüngsten hier berücksichtigten Stadiums (Fig. 1 und 2) zurückzuführen ist. Wir finden hier dieselben Elemente in derselben Anordnung wie auf Fig. 6 wieder: zunächst die beiden hohen schmalen Rahmen- oder Grenzzellen (*ma* und *ma'*), die sich ventral in einem schmalen Bogen vereinigt haben und so die Form eines Hufeisens angenommen haben. Zwischen den beiden Schenkeln liegen die mittleren Neuroblasten (*mb*) und dorsal über die freien Enden des Hufeisens lagern sich wieder quer die Zellen *mc* über. Die lateralen Fortsätze dieser letzteren, die auf Fig. 6 nur ganz wenig über die Seitenstränge sich schoben, sind hier zu langen plasmatischen Fäden ausgewachsen, die über die Seitenstränge hinweg bis an die Seitenwand des Körpers reichen, und sich hier, wie es scheint, in zwei Äste gabeln. Die Stelle, an der diese Stränge die Körperwand erreichen, liegt in unmittelbarer Nähe der Tracheeneinstülpungen und so vermuthe ich, dass die fraglichen Äste in Beziehungen zu den Tracheen treten. Dieses Moment verdient desswegen besonders hervorgehoben zu werden, da es bei der Beurtheilung der Natur dieser Seitenäste nicht ohne Bedeutung ist.

Der nächste Schnitt (Fig. 12) ist von dem eben besprochenen nur wenig verschieden, und entspricht etwa dem Schnitt 7 des vorhergehenden Stadiums. Es fehlen hier lediglich die Zellen *mc* mit ihren langen Ausläufern; im Übrigen sind sowohl Seitenstränge wie Mittelstrang noch genau so wie auf dem Schnitt Fig. 11.

Mit dem folgenden Schnitt Fig. 13 nähern wir uns der ganglionalen Region der Seitenstränge und zugleich der Region des Mittelstranges, wo dieser die geringste Entfaltung zeigt, entsprechend den Schnitten Fig. 3 und 8 der früheren Perioden. Wir sehen demnach die Seitenstränge hier stark verbreitert, beinahe doppelt so breit wie auf den vorhergehenden Schnitten, den Mittelstrang dagegen sehr schwach entwickelt und nur aus wenigen, locker zusammenhängenden Zellen bestehend. Die Form der Seitenstränge ist nicht mehr rund, sondern quer oder vielmehr dreieckig; die Dorsal- und Ventralränder konvergiren nämlich lateralwärts und setzen sich in den peripheren Nerven (*np*) fort.

Bezüglich der die Seitenstränge zusammensetzenden Elemente ist zu bemerken, dass dieselben, oder wenigstens die ventrale Hauptmasse derselben aus unipolaren Zellen besteht, deren Fortsätze gegen die Punktsubstanz gerichtet sind. Meist sieht man auch feine plasmatische Fäden von diesen Fortsätzen ausgehen, die einzeln oder zu Büscheln vereinigt in die Punktsubstanz eintreten.

Solche unipolare Zellen wurden schon mehrfach beschrieben, so von GRABER (90) bei *Melolontha*, von HEYMONS (95) bei *Forficula* und von WHEELER (93) bei *Xiphidium* etc. Bezüglich der Beziehungen der fädigen Ausläufer zu der Punktsubstanz sind die genannten Forscher der Ansicht, dass letztere lediglich aus einem dichten Geflecht dieser feinen Fäden bestehe. So äußert sich z. B. HEYMONS (l. c. p. 36): »Die Fortsätze der einzelnen Zellen bilden sich zu zarten plasmatischen Fäden aus, die sich verästeln und deren Endausläufer wohl unter einander in Verbindung treten. Das ganze so entstandene Fasergeflecht stellt die sogenannte Punktsubstanz dar . . . .«

Nach meinen Beobachtungen trifft dies nur theilweise zu und ist an der Genese der Punktsubstanz noch ein anderer Process betheiligt, der auf den Querschnitten 19 und 20, welche der oben erwähnten unvollständigen Serie eines etwas jüngeren Stadiums angehören, deutlich zu sehen ist. Betrachten wir uns besonders den Querschnitt durch den rechten Seitenstrang in Fig. 19, so sehen wir ventral und lateral einen Kranz von großen ovalen oder runden Zellen, das sind die ursprünglichen Neuroblasten. Innerhalb dieser befinden sich eine Anzahl langgestreckter Zellen (die Tochterzellen), deren eines Ende verschmälert ist und die mit diesen ihren zugespitzten Enden um einen Mittelpunkt herum radiär angeordnet sind. Besonders auffallend ist dabei, dass die Grenzen dieser Zellen gegen das verschmälerte Ende zu allmählich verschwinden und so im Centrum des radiär angeordneten Zellhaufens das Protoplasma der daran betheiligten Elemente zu einer einheitlichen Masse zusammenfließt. Letztere weicht durch eine feinkörnige, mitunter auch feinfaserige Struktur und durch die verschiedene Färbung deutlich von dem Plasma der intakt gebliebenen äußeren Zellhälften ab. Bezüglich der Färbung verhält sich die centrale Masse genau wie die vollkommen ausgebildete Punktsubstanz, indem sie bei Doppelfärbung mit Pikrinsäure gelb, bei solcher mit Bleu de Lyon blassblau erscheint, so dass wir die fragliche Masse als zur Punktsubstanz ge-

hörig, oder vielleicht besser als die erste Anlage derselben betrachten dürfen. Nach diesem Befunde dürfte also die sogenannte Punktsubstanz nicht allein aus einem dichten Geflecht feinster Zellausläufer bestehen, sondern außer diesem noch aus einer Grundsubstanz, die aus dem theilweisen Zerfall von Neuroblasten-Tochterzellen hervorgegangen ist. — Eine ähnliche Ansicht hat übrigens auch HATSCHEK (77) schon ausgesprochen, indem er die Fasersubstanz durch fibrillären Zerfall von Zellen entstehen lässt.

Der nächste Schnitt, Fig. 14, ist durch die vordere Querkommissur eines Ganglions geführt. Die beiden Seitenstränge sind jetzt noch mehr genähert als auf dem vorigen Schnitt und stehen durch eine dicke Brücke von Punktsubstanz mit einander in Verbindung. Letztere ist meistens allseits umschlossen von Zellen; manchmal sind allerdings auch Lücken zwischen den sie bedeckenden Zellen zu beobachten, so dass die Kommissur dann kleinere oder größere Strecken weit frei und unbedeckt an der Oberfläche liegt. Solche intercelluläre Lücken finden sich besonders in der der Querkommissur dorsal aufliegenden Decke, die aus einer Lage flacher Zellen besteht. Lateral und ventral ist die Kommissur zum größten Theil umgeben von einem dicken Polster von Ganglienzellen; und in dem Zwischenraum zwischen den beiden Seitensträngen liegen ihr ventral eine oder mehrere Zellen des Mittelstranges dicht an.

Es tritt nun die Frage an uns heran, woher das Material dieser Querkommissur stammt; d. h. ob letztere genetisch lediglich den Seitensträngen angehört, oder ob vielleicht auch der Mittelstrang an ihrer Bildung mit betheiligt ist. Um eine befriedigende Antwort auf diese Frage zu erhalten, müssen wir wiederum auf das etwas jüngere Stadium, das wir oben bei der Besprechung der Genese der Punktsubstanz schon einmal herangezogen hatten, zurückkommen. Wir sehen auf Fig. 20, die einen Querschnitt durch den Mittelstrang und den demselben anliegenden rechten Seitenstrang darstellt, die Anfänge der Bildung von Punktsubstanz. Der Seitenstrang zeigt uns ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie oben in Fig. 19 bereits kennen gelernt. Auf der Außenseite sehen wir wieder eine Anzahl großer Neuroblasten liegen, und innerhalb derselben ihre Abkömmlinge, langgestreckte Zellen, deren innere zugespitzte Enden in Zerfall und Umwandlung in Punktsubstanz begriffen sind. Letztere ist aber hier nicht, wie auf Schnitt Fig. 19, auf allen Seiten von Zellen umgeben, sondern liegt dorsal frei an der Oberfläche und reicht hier bis an den

Mittelstrang heran. An diesem seinerseits, resp. in seinem dorsalen Theile, haben ebenfalls solche Zerfalls- und Umwandlungsprocesse stattgefunden und zur Bildung von Punktsubstanz geführt. Indem nun diese Punktsubstanz jederseits mit der der Seitenstränge in Verbindung tritt und verschmilzt, entsteht so die Querkommissur. Sie gehört also genetisch sowohl zu dem Mittelstrang als auch zu den Seitensträngen.

Zu demselben Resultat ist auch GRABER (90) gekommen, indem er angiebt, dass »wenigstens ein Theil der fibrillären Querkommissur aus den Zellen des Mittelstranges hervorgeht«. Auch seine Abbildungen (Fig. 68 und 69) stimmen recht gut mit meiner Fig. 20 überein. — Eben so ist auch HEYMONS (95) der Ansicht, dass sich »der Mittelstrang an der Bildung sowohl der vorderen wie der hinteren Kommissur betheiligt« und illustrirt dies durch eine sehr instruktive Zeichnung (Fig. 13, Taf. II). WHEELER (93) dagegen bestreitet die Betheiligung des Mittelstranges an der Bildung der vorderen Querkommissur vollständig, bezüglich der hinteren lässt er die Frage noch offen.

Um nun wieder auf unsere Fig. 14 zurückzukommen, so möchte ich noch auf die langen, zarten Protoplasmafäden, die von den Ganglienzellen ausgehen, aufmerksam machen; an denselben ist hier besonders deutlich zu sehen, wie sie, meist zu Büscheln vereinigt, in die Kommissur jederseits eintreten. Eine Faserkreuzung, wie HEYMONS (95) in den Kommissuren von *Forficula* angetroffen, konnte ich dabei nicht mit Sicherheit konstatiren.

Die nächste Fig 15 zeigt uns einen Querschnitt durch die Mitte der ganglionalen Region, also gerade zwischen vorderer und hinterer Querkommissur. Die Seitenstränge sind hier noch mehr genähert, so dass der Mittelstrang, der eine solide Masse aus mehreren unregelmäßigen Zellen bildet, den Zwischenraum zwischen beiden, wenigstens in der dorsalen Hälfte, vollkommen ausfüllt. In den Seitensträngen fällt vielleicht das Verhalten der Punktsubstanz auf, die weniger scharf gegen die Zellen abgegrenzt ist und sich auch ziemlich weit ventralwärts erstreckt. Im Übrigen sind auch hier wieder die unipolaren Ganglienzellen mit ihren langen Ausläufern sehr deutlich zu sehen.

Der folgende und zugleich letzte Schnitt dieses Stadiums, Fig. 16, ist durch die hintere Querkommissur geführt, und wir sehen hier bezüglich der Seitenstränge und der Punktsubstanz ganz ähnliche Verhältnisse wie oben auf Schnitt Fig. 14 (vordere Querkommissur).

Ganz abweichend davon ist aber der Mittelstrang und sein Verhalten zur Kommissur. Besonders auffallend und charakteristisch für diese Region sind die zwei großen Zellen (*my*), die jederseits der Mitte der ventralen Seite der Kommissur anliegen und einen, meist nur undeutlich zu sehenden Fortsatz in diese senden. Die Zellen sind sehr groß, von rundlicher Form und zeichnen sich vor Allem durch die äußerst blasse Färbung ihres Protoplasmas und die intensive, dunkle Färbung des großen Nucleolus von den sie umgebenden Ganglienzellen sehr deutlich aus. Zwischen diesen beiden runden Zellen sehen wir eine flaschenförmige Zelle (*mx*), die in ihrer dorsalen Hälfte stark verjüngt und in einen spitzen Fortsatz ausgezogen ist; mit letzteren dringt sie, gleich den beiden Seitenzellen, jedoch noch tiefer als diese, in die Punktsubstanz der Querkommissur ein. Ihr Protoplasma ist etwas dunkler gefärbt als das der Seitenzellen, und verhält sich demnach ähnlich wie die typischen Mittelstrangzellen. Meistens liegt dieser flaschenförmigen Zelle an ihrem ventralen Ende noch eine zweite Zelle an, das ist der Neuroblast, von dem die erstere abstammt.

Außer dieser charakteristischen und sehr beständigen ventralen Zellgruppe des Mittelstranges sehen wir auch auf der dorsalen Seite der Querkommissur eine große Zelle liegen, die ihrer Färbung und ihrer Lage nach zweifellos dem Mittelstrang zuzurechnen ist. Besonders auffallend an ihr ist der Umstand, dass sie gegen die Kommissur nicht abgegrenzt ist, sondern in dieselbe übergeht, indem die ventrale Hälfte der fraglichen Zelle in Zerfall und Umwandlung in Punktsubstanz begriffen ist. Es betheiligt sich also auch hier, wie bei der vorderen Kommissur, der Mittelstrang am Aufbau der Querkommissur. — Zu erwähnen ist ferner noch, dass die Kommissur dorsal nicht überall von Zellen bedeckt ist, sondern dass sie jederseits der eben besprochenen Mittelstrangzelle eine ziemliche Strecke unbedeckt ist und frei liegt.

Fassen wir unsere Resultate über das Verhalten des Mittelstranges zur hinteren Querkommissur kurz zusammen, so ergiebt sich 1) dass der Mittelstrang durch theilweisen Zellzerfall Material zur Bildung der Kommissur abgiebt und 2) dass er durch plasmatische Ausläufer einiger seiner Elemente mit der Kommissur zusammenhängt und dadurch mit dem paarigen Nervensystem in direkte Verbindung tritt.

Versuchen wir nun das eben beschriebene Bild des Mittelstranges auf das vorhergegangene Stadium zurückzuführen, so werden wir

kaum fehl gehen, wenn wir es mit dem Schnitt Fig. 10 in Beziehung bringen. Auch dort zeichneten sich ja die seitlichen Zellen durch die blasse Färbung ihres Protoplasmas und die dunkle Färbung des Nucleolus aus, genau wie hier, und ferner besaßen dieselben auch dort bereits kurze seitliche Fortsätze. Es dürften demnach die beiden seitlichen Zellen *my* und *my'* der Fig. 10 direkt in die gleichnamigen Gebilde der Fig. 16 übergegangen sein, während die mittlere Zelle *mx* des früheren Stadiums noch mehrere Zellen (die flaschenförmige und die große dorsale Zelle) abgegeben haben muss. Leider fehlt mir gerade von dieser interessanten und wichtigen Region das vermittelnde Zwischenglied, das uns diesen Vorgang in seinen Einzelheiten zeigen könnte.

Bis hierher reichen meine Beobachtungen. — Im weiteren Verlauf kommt es nun zu einer starken Koncentration des Bauchmarks in der Längsrichtung, ferner zu einer Konkrescenz der beiden Seitenstränge, und als Endresultat dieser Verschmelzungsvorgänge entsteht ein einziges großes »Brustganglion«. Es ist jetzt sehr schwer, in diesem die beiden heterogenen Nervensysteme von einander zu unterscheiden und es bedarf dazu wohl besonderer Färbemethoden. Mir gelang es wenigstens nicht in dem larvalen und imaginalen Brustknoten auf Schnitten die Elemente des Mediannervs von denen der Lateralnerven mit Sicherheit zu trennen. Dagegen kann man in späten Embryonalstadien, in denen die Koncentration des Bauchmarks schon ziemlich weit fortgeschritten ist, noch ganz deutlich den Mediannerv erkennen, und zwar an der charakteristischen Zellgruppe, die wir oben auf Schnitt Fig. 16 angetroffen haben. Ich stellte in Fig. 18 einen Querschnitt eines solchen älteren Stadiums dar, und wir sehen hier zwischen den beiden Seitensträngen eingebettet die große flaschenförmige Zelle *mx*, und zu beiden Seiten derselben je eine große runde Zelle *my*, die bezüglich ihrer auffallend blassen Färbung vollkommen mit den gleichnamigen Zellen der Fig. 16 übereinstimmen. Dass diese drei Zellen hier nicht mit der Querkommissur verbunden erscheinen, rührt lediglich davon her, dass der Schnitt etwas schief geführt ist.

Nebenbei möchte ich darauf aufmerksam machen, dass man an dem vorliegenden Schnitt bereits deutlich ein äußeres und ein inneres Neurilemm erkennen kann. Ferner befindet sich ventral der beiden großen runden Zellen (*my*) des Mediannervs jederseits ein kleiner leerer Raum, in dem Querschnitte feiner blasser Fäden liegen.

Über die Bedeutung dieser letzteren will ich mich vorläufig jeder Erklärung enthalten.

Zusammenfassung und Schlussbemerkung.

Meine Untersuchung galt, wie Eingangs erwähnt, in erster Linie dem Zweck, die Entwicklung und die Bedeutung des sogenannten Mittelstranges zu studiren und ich glaube, dass die Ergebnisse dieser Studie in nicht geringem Maße zur Klärung der viel umstrittenen Frage beizutragen geeignet sind.

Wir sahen bei *Lucilia* den Mittelstrang als erste Anlage den Boden der Primitivrinne bilden; seine Elemente lassen bezüglich ihrer Anordnung schon in diesem frühen Stadium eine Segmentirung erkennen, und unterscheiden sich auch schon in Struktur und Form deutlich von den benachbarten Ektodermzellen. Dieser Unterschied wird im nächsten Stadium noch bedeutend auffallender, da das Ektoderm jetzt, nach der Loslösung der beiden Seitenstränge aus relativ niederen Zellen besteht, während die Zellen des Mittelstranges noch merklich größer geworden sind. Wird in Folge dessen die Verbindung des Mittelstranges mit der Epidermis schon viel lockerer, so erfolgt weiter dadurch, dass die Ränder der Primitivrinne sich einander nähern und schließlich in der Medianlinie sich vereinigen, die vollständige Trennung und Ausstoßung aus dem Verbande der Epidermis. Es findet also bei *Lucilia* im Bereiche des Mittelstranges keine Sonderung in eine dermatogene und neurogene Schicht statt, sondern die gesammte Mittelstranganlage rückt nach innen und kommt nun zwischen die beiden Seitenstränge zu liegen, hier einen unpaaren Nerv, den »ventralen Mediannerv«, bildend. — Dieser zeigt jetzt eine noch viel deutlicher ausgeprägte Segmentirung als vorher, indem an ihm stark angeschwollene Partien (Ganglien) auf dünne strangartige Abschnitte abwechselnd folgen; erstere sind in der Höhe der Segmentgrenzen gelegen, letztere im Bereich der Segmente selbst.

Von den Anschwellungen (Ganglien) des Mediannervs gehen je ein Paar feiner, querer Lateralnerven ab, die dorsal über die Seitenstränge hinweg zu der Leibeswand ziehen und vermuthlich mit den Tracheeneinstülpungen in Verbindung treten. — Der Mediannerv bleibt nicht etwa, wie in früheren Stadien, in seinem ganzen Verlaufe von vorn nach hinten isolirt und unabhängig von den Seitensträngen, sondern tritt jetzt mit letzteren in Verbindung und zwar in der Weise, dass einige seiner Zellen

feine plasmatische Fortsätze in die hintere Querkommissur jedes Ganglions einsenden. Außerdem liefert der Mittelstrang durch theilweisen Zellzerfall auch noch Material sowohl zur vorderen wie zur hinteren Querkommissur.

Wir haben demnach im Bauchmark zwei genetisch verschiedene Nervensysteme zu unterscheiden: die paarigen Lateralnerven und den unpaaren Mediannerv. Beide entstehen unabhängig von einander und treten erst sekundär mit einander in Verbindung.

Während nun bei den Musciden in Folge der extremen Koncentration des Bauchmarks die beiden ebengenannten heterogenen Systeme in späteren Stadien so innig mit einander verschmelzen, dass eine Unterscheidung derselben äußerst schwierig wird, so scheint sich dagegen bei den meisten anderen Insekten im larvalen und selbst im imaginalen Zustand der unpaare ventrale Mediannerv seine Selbständigkeit größtentheils erhalten zu haben.

So beschreibt Oudemans (88) von *Machilis* zwischen den Längskommissuren des Bauchmarks einen unpaaren Nerv, von dem segmental je zwei feine Queräste abgehen, und bezüglich der pterygoten Insekten finden sich mehrere Angaben über die Existenz eines solchen Mediannervs. Schon Swammerdam (1752) bildet auf Tafel XXVIII, Fig. 3 seiner Biblia natura beim Seidenwurm zwischen den Längskommissuren, wenigstens in den vorderen Segmenten, einen unpaaren Mediannerv ab, der sich nach kurzem Verlauf in zwei Äste gabelt (*ll*), und der sicherlich mit unserem »ventralen Mediannerv« identisch ist. Ferner beschreibt Lyonet (1762) bei der Raupe von *Cossus ligniperda* und Newport (32) bei *Sphinx ligustri* ebenfalls einen solchen unpaaren Nerv zwischen den Längskommissuren des Bauchmarks. Am eingehendsten beschäftigte sich F. Leydig (64) mit dem fraglichen Nerv, den er als den »eigentlichen Sympathicus« bezeichnet, und ihm verdanken wir eine Reihe prächtiger klarer Abbildungen und Schilderungen über das Verhalten desselben bei den verschiedenen Insektenklassen. — Bei *Locusta viridissima* z. B. sehen wir »zwischen den beiden Längskommissuren einen medianen Nerv herabziehen. Wir bemerken dann bald weiter daran, dass er keineswegs einen eigenen kontinuirlichen Faden bildet und etwa ohne Unterbrechung vom ersten bis zum letzten Ganglion verläuft, sondern es zeigt sich, dass er immer wieder zwischen je zwei Ganglien wurzelt, sich dann aber jedesmal auf der Höhe der Ganglien in zwei quere Äste theilt, die, nachdem jeder in ein längliches Ganglion angeschwollen, mit

den Spinalnerven (d. h. die peripheren Nerven) sich verbinden und in deren Bahn so lange verlaufen, bis sie zur Peripherie kommen«.

Ähnlich verhält sich der Mediannerv bei *Aeschna grandis* (cfr. LEYDIG, Taf. V, Fig. 6); nur gehen hier die Queräste nicht in der Höhe der Ganglien ab (wie bei *Locusta*), sondern mehr in der Mitte zwischen je zwei Bauchmarkganglien, und ferner scheinen diese Queräste auch keine besonderen Ganglien mehr zu bilden, ein Verhalten, das dem des von *Lucilia* geschilderten embryonalen Mediannervs nahe kommt.

Ferner beschreibt LEYDIG einen Mediannerv bei *Bombus terrestris*, bei *Cimbex variabilis* und bei *Carabus auratus*. Bei letzterem ist die Kontinuität des unpaaren Nervs segmental unterbrochen, d. h. er wird in jedem Segment durch einen kurzen Nerven, der vom oberen und vorderen Theil der Bauchknoten entspringt und dann in ein rundliches Ganglion anschwillt, vertreten.

Endlich gelang es dem scharfsichtigen Histologen auch bei den Musciden, bei denen, wie oben bemerkt, in Folge der extremen Koncentration des Bauchmarks der Mediannerv in der bezeichneten typischen Form nicht bestehen kann, wenigstens »Elemente des eigentlichen Sympathicus« festzustellen. »Es zeigt sich,« sagt LEYDIG, »dass bei *Musca domestica* an den Spinal- (peripheren) Nerven, in einiger Entfernung vom Brustknoten Nerven abgehen, welche durch hellen Habitus, sowie durch allmähliche Entwicklung peripherischer Ganglien sich durchaus an die nicht bezweifelbaren sympathischen Nerven von *Bombus*, *Gryllotalpa* anschließen. Wenn also auch hier ein gesonderter Sympathicus zu fehlen scheint, so fehlen doch nicht sympathische Nervenfasern.«

Nach diesen Angaben scheint also der ventrale Mediannerv, wenn auch oft in modificirter und reducirter Form, eine allgemeine Verbreitung bei den Insekten zu besitzen. Dasselbe trifft auch für den Mittelstrang zu, indem dieser ebenfalls bei allen bis jetzt embryologisch untersuchten Insekten aufgefunden wurde, so dass also von dieser Seite kein Hindernis für meine oben dargestellte Ansicht bezüglich der Bedeutung des Mittelstranges besteht.

Auch in histologischer Beziehung stimmen meine Befunde mit den Angaben LEYDIG's überein, indem auch diese »eine Verschiedenheit in der inneren Natur« des Mediannervs gegenüber den peripheren Nerven kund geben. »An frischen, sorgfältig behandelten Präparaten kann es dem Beobachter kaum entgehen, dass der mediane Nerv und seine Gabeläste einen entschieden helleren und

zarteren Habitus an sich haben, als die Längskommissuren und die Seitennerven der Bauchmarksganglien.«

Was nun die früheren embryologischen Befunde betrifft, so sind die Mehrzahl derselben keineswegs unvereinbar mit meinen Ergebnissen. Denn wie Eingangs erwähnt, vertritt ja eine Anzahl von Forschern (GRABER, CARRIÈRE, HEYMONS) die Meinung, dass der Mittelstrang sich am Aufbau des Ganglion betheiligt und also nervöser Natur sei.

Anders verhält es sich allerdings mit den Angaben WHEELER's (93), wonach aus dem Mittelstrang lediglich Endoskelettstücke hervorgehen sollten. Jedoch dürften diese Befunde jetzt wohl nachzuprüfen sein, wobei vor Allem darauf zu achten wäre, ob die Endoskelettstücke nicht vielleicht einer nachträglichen, nach der Loslösung des Mittelstranges erfolgenden Einstülpung der Epidermis ihre Entstehung verdanken.

Ich möchte hier auch kurz die Frage nach den Beziehungen des Schlundnervensystems zu dem ventralen Mediannerv berühren. LEYDIG (64) schon warf diese Frage auf und glaubte, dieselbe in dem Sinne beantworten zu können, dass er in dem Ganglion frontale das »Homologon« eines Ganglions des ventralen Mediannervs und in den sog. paarigen Eingeweidenerven die Homologa der Gabeläste des Mediannervs erblickte. Ich glaube, dass diese Ansicht nicht direkt abzuweisen ist und dass wir thatsächlich in dem sog. Schlundnervensystem die Fortsetzung des ventralen Mediannervs vor uns haben dürften. Die embryonale Entwicklung des ersteren in der dorsalen Medianlinie des stomodäalen Ektoderms, wie wir sie vor Allem durch HEYMONS kennen lernten, lässt eine solche Annahme wohl zu. Näher auf diese Frage hier einzugehen ist nicht meine Absicht; ich wollte nur kurz darauf hinweisen.

Meine oben entwickelte Anschauung, wonach das Bauchmark der Insekten aus zwei heterogenen Systemen zusammengesetzt ist, findet in den erst kürzlich veröffentlichten Befunden von HEYMONS (01) an *Scolopender* eine gewisse Stütze. Hier liegen nämlich die Anlagen der Seitenstränge primär ganz lateral, so dass sie ventral von einer breiten Hypodermisstrecke von einander getrennt sind. Aber auch im Bereiche dieser letzteren, der sog. Membrana ventralis, findet die Bildung neurogener Elemente statt, wodurch die beiden Seitenstränge mit einander in Verbindung gebracht und schließlich vereinigt werden.

Das unpaare Bauchmark von *Scolopender* ist demnach ein Verschmelzungsprodukt von zwei heterogenen Bestandtheilen, nämlich den beiden starken Lateralnerven und den zwischen ihnen liegenden, von der Membrana ventralis abgespaltenen neurogenen Elementen, die in ihrer Gesammtheit dem Mittelstrang der Insekten entsprechen dürften. —

Außer diesem ventralen Nervensystem kommt bei *Scolopender* auch noch ein dorsaler Nerv vor, der auf der Dorsalseite des Herzens verläuft und der vollkommen unabhängig vom Gehirn aus dem dorsalen Körperektoderm seinen Ursprung nimmt.

»Es ist nicht unwahrscheinlich,« folgert nun HEYMONS, »dass dieser Dorsalnerv nur mit denjenigen Nervenelementen zu vergleichen, die an der Ventralseite in der medianen Region zwischen den Neuralsträngen (Mittelstrangregion) gelegen ist und dort wohl ursprünglich einen eben so feinen Ventralnerven bildet.« HEYMONS nimmt demnach bei *Scolopender* ventral drei Längsstämme von Nerven an: einen unpaaren ventralen Mediannerv und paarige Lateralnerven, und kommt somit zu demselben Ergebnis wie ich bei den Musciden.

Dass es sich bei den Seitensträngen (Lateralnerven) des Bauchmarkes um primäre laterale Organe handelt, geht nach HEYMONS aus der ursprünglich lateralen Lagerung derselben im Körper des *Scolopender*-Embryos deutlich und zweifellos hervor.

Sind diese Folgerungen richtig, so müssen wir der Urform der Arthropoden vier longitudinale Nervenstämme zuschreiben: einen ventralen und einen dorsalen Mediannerv und zwei Lateralnerven.

Wollten wir nun noch weiter gehen und versuchen, diese vier Nervenstämme mit den Nerven niederer Würmer zu vergleichen, so stoßen wir auf ein äußerst komplicirtes Problem, das nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse noch kaum zu lösen sein dürfte. Wenn es auch, wie HEYMONS meint, »recht nahe liegen dürfte«, die Lateralnerven der Arthropoden mit den lateralen Longitudinalnerven der Plathelminthen und Nemertinen zu vergleichen, so müssen wir uns doch hüten, diesen Vergleich ohne Weiteres anzustellen. Wenigstens ist EISIG (99) zu ganz anderen Resultaten gekommen und erklärt die Ansicht, wonach der Bauchstrang der Annulaten durch ventrale Annäherung der beiden Seitennerven der Platoden zu Stande gekommen sein soll, für völlig unhaltbar. — Nach diesem Autor dürfen wir nur die Schlundkommissuren als Homologa der Platoden-Seitennerven,

resp. nur deren kurzer vorderer, cephaler Abschnitte betrachten, da ihre längeren hinteren, das Soma durchziehenden Theile nur als Larvenorgane funktioniren und später ganz zu Grunde gehen. — Die Entstehungsweise der Seitenstränge des Annulaten- und Arthropoden-Bauchmarkes ist denn auch eine ganz andere als die der Platoden-Seitennerven und spricht viel eher für die von GOETTE (84) ausgesprochene Ansicht, dass das Bauchmark »zuerst in einem Ganglienpaar dicht hinter dem Munde und zu beiden Seiten der Prostomiallinie bestand, dass alsdann immer mehr solcher Ganglienpaare sich dem ersten rückwärts anschlossen, woraus zuletzt die Stränge hervorgingen«. Die Frage, warum sich dem ersten Ganglienpaar des Prostomialfeldes nach hinten andere anschlossen, fällt, wie EISIG bemerkt, mit der Frage nach der Metamerie überhaupt zusammen. —

Ist also der Stammbaum der Seitenstränge der Arthropoden noch keineswegs vollständig aufgeklärt, so trifft dies noch viel mehr für den ventralen Mediannerv zu. Um die phylogenetische Entwicklung dieses Nervs kennen zu lernen, müssten wir vor Allem über den Mittelstrang der Anneliden besser unterrichtet sein, als dies heute der Fall ist. Die meisten Autoren (KLEINENBERG [86], VEJDOVSKY [88], EISIG etc.) nehmen an, dass bei den Anneliden die großen Wimperzellen der zwischen den Neuralplatten gelegenen Wimperrinne (des »Neurotrochoids«) in Elemente der bleibenden Epidermis umgewandelt werden, und dass dieses Neurotrochoid keine nervöse Organisation erkennen lasse. Danach müssten wir in dem Neurotrochoid ein specifisches Larvenorgan der Anneliden erblicken, das in keinerlei Beziehung zu dem Mittelstrang der Arthropoden gebracht werden dürfte.

Anders verhält es sich jedoch, wenn wir die Befunde von R. BERGH (90) berücksichtigen. Nach diesem Autor entwickelt sich nämlich bei *Lumbricus*-Embryonen entlang der Mittellinie des Bauches zwischen den Neuralplatten der linken und rechten Seite ein Plexus von Nervenzellen und Nervenfasern, welcher später der Bauchkette einverleibt wird. Und so würde also die Bauchkette des Regenwurms aus zwei verschiedenen Anlagen entstehen, nämlich 1) aus einem aus gewöhnlichen Epidermiszellen hervorgehenden und frühzeitig fungirenden Plexus (Mittelstrang) und 2) aus den durch die Thätigkeit der Neuroblasten entstehenden paarigen Neuralplatten, deren Zellen erst später in Funktion treten.

Hier haben wir also ganz ähnliche Verhältnisse bez. der Zusammensetzung des Bauchmarks, wie ich sie bei den Embryonen von

Lucilia vorfand, und ich stehe auch nicht an, in dem Bergh'schen Plexus und in einem »ventralen Mediannerv« homologe Gebilde zu erblicken. — Vielleicht werden neue Untersuchungen an Anneliden-Embryonen jetzt, da die vielumstrittene »Mittelstrangfrage« durch meine Befunde an *Lucilia* in ein neues Stadium getreten ist, bald zur weiteren Klärung des hier angedeuteten Problems beitragen.

Straßburg i. Els., 15. November 1901.

Litteraturverzeichnis.

1884. H. Ayers, On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. III.

1890. R. S. Bergh, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Diese Zeitschr. Bd. LVII.

1858. E. Blanchard, Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. Sciences. N. Zool. Tome X.

1897. Carrière u. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria) im Ei. Nov. Act. Leopold. Carol. Bd. LXIX.

1899. H. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIII.

1900. K. Escherich, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nov. Act. Leop. Carol. Bd. LXXVII.

1884. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 2. Heft.

1890. Veit Graber, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschriften Akad. Wiss. Wien. Bd. LVII.

1884. B. Grassi, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Szienz. Nat. Catania (3). Vol. XVIII.

1877. B. Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI.

1895. R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.

1901. —— Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Heft 33.

1886. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.

1885. A. Korotneff, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

1864. F. Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Bd. I. Tübingen.

1762. P. Lyonet, Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule. II. Éd. Haag.

1832. G. Newport, On the nervous system of Sphinx ligustri L. and on the changes which it undergoes during a part of the metamorphoses of the insect. Philos. Trans.

1888. Oudemans, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren und Collembolen. Berlin.

1752. J. SWAMMERDAM, Bibel der Natur. Leipzig 1752.
1882. A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (Bombyx mori) im Ei. (Russisch.) Arb. Labor. zool. Mus. Moskau.
1888—1892. E. VEJDOVSKÝ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
1893. W. M. WHEELER, A Contribution to Insect Embryology. Journ. Morph. Boston. V. 3.
1888. L. WILL, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. III.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Grau = Ektoderm und Seitenstränge, braun = Mittelstrang, gelb = Punktsubstanz.

Fig. 1—5. Querschnitte durch das jüngste hier besprochene Stadium. Tiefe Primitivrinne, deren Boden von Mittelstrangzellen gebildet wird. Letztere unterscheiden sich in Struktur und Form von den benachbarten Ektodermzellen und lassen einen segmentalen Wechsel bezüglich ihrer Anordnung erkennen. *ma*, *mb* und *mx*, *my*, charakteristische Mittelstrangzellen. — Beiderseits des Mittelstranges Bildung von S e i t e n s t r a n g - N e u r o b l a s t e n. *b*, durch Abspaltung, *a*, durch direkte Umwandlung von Ektodermzellen entstanden.

Fig. 6—10. Querschnitte durch das zweite Stadium. Primitivrinne verflacht; Seitenstränge von der Epidermis vollständig losgelöst; Mittelstrangzellen bedeutend vergrößert, ihr Zusammenhang mit der Epidermis stark gelockert. *ma*, *mb*, *mx*, *my* wie vorher, *mc* neu hinzugetretene spindelförmige Querzellen des Mittelstranges; *Mst*, Mittelstrang; *Sst*, Seitenstrang; *Ep*, Epidermis.

Fig. 11—16. Querschnitte des dritten Stadiums. Fig. 11 Bauchmark in situ, Fig. 12—16 Bauchmark isolirt dargestellt. Auch der Mittelstrang hat sich aus der Epidermis gelöst und tritt mit den Seitensträngen in Verbindung. Von den Zellen *mc* gehen feine Fortsätze quer über die Seitenstränge hinweg zur Körperwand. Auftreten von Punkt- und Fasersubstanz. *Da*, Wand des Mitteldarms; *mus*, Muskeln; *np*, periphere Nerven; *ntr*, quere Nervenäste des unpaaren Mediannervs; *ma*, *mb*, *mc*, *mx*, *my* wie vorher.

Fig. 17. Flächenschnitt durch das Bauchmark desselben Stadiums; theilweise rekonstruirt. Mittelstrang deutlich segmentirt. In jedem Ganglion zwei Querkommissuren. Die Linien *11—16* zeigen die Lage der betreffenden Querschnitte an. *ntr* und *np* wie vorher.

Fig. 18. Querschnitt durch das Bauchmark eines älteren Embryonalstadiums, an dem noch deutlich die charakteristischen Mittelstrangzellen *mx* und *my* zu sehen sind. *al*, äußeres Neurilemm; *il*, inneres Neurilemm.

Fig. 19. Querschnitt durch den rechten Seitenstrang eines zwischen dem zweiten und dritten Stadium gelegenen Stadiums. Zeigt die Bildung der Punktsubstanz durch theilweisen Zellzerfall. *nbl*, Neuroblasten.

Fig. 20. Querschnitt durch den rechten Seitenstrang und den Mittelstrang desselben Stadiums. Zeigt die Bildung von Punktsubstanz im Mittelstrang.

Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen.

Von

Prof. **P. Bachmetjew**

(Sophia).

(Aus dem physikalischen Institute der Hochschule zu Sophia.)

Mit 9 Figuren im Text.

Die vorliegende Untersuchung hat den Zweck, unsere Kenntnisse über Wärmeeffekte der Insektensäfte zu erweitern und ihren Erstarrungsprocess im lebenden Körper möglichst aufzuklären.

Es werden behandelt:

Die specifische Wärme des trockenen Puppenkörpers;

Die specifische Wärme der Puppensäfte:

1) Ihre Abhängigkeit vom Säftekoefficient,
2) Ihre Abhängigkeit von der Puppenart;

Die Schmelzwärme der Puppensäfte:

1) Ihre Abhängigkeit vom Puppenalter,
2) Ihre Abhängigkeit von der Temperatur;

Die Menge der gefrorenen Säfte:

1) Ihre Abhängigkeit von der Zeit,
2) Ihre Abhängigkeit von der Temperatur,
3) Ihre Abhängigkeit vom Säftekoefficient,
4) Ihre Abhängigkeit von der Puppenart.

Untersucht wurden hauptsächlich die Puppen von *Deilephila euphorbiae* und *Saturnia spini*, wobei die Mischungsmethode und die Methode von Bunsen (Eiskalorimeter) zur Anwendung kamen.

Das ganze Beobachtungsmaterial ist so eingetheilt, dass zuerst die Versuche mit Puppen von *Deilephila euphorbiae* und nachher die mit Puppen von *Saturnia spini* beschrieben werden.

A. Versuche mit Puppen von Deilephila euphorbiae.

I. Die Untersuchungsmethode.

Bei diesen Untersuchungen, welche als orientirende zu betrachten sind, wurde die Mischungsmethode mit Benutzung von zwei verschieden großen Kupferkalorimetern angewandt.

Das Kalorimeter Nr. 1 bestand aus dem Kupfergefäß, welches leer 6,97 g wog. Es wurde in ein größeres Glas gebracht, wobei zwischen ihm und dem Glase Baumwolle sich befand. Das Thermometer, welches als Rührer diente, war in 0,1° eingetheilt und vorher geprüft. Das Kalorimeter wurde gewöhnlich bis zu $^2/_3$ mit Wasser gefüllt.

Da das Kupfergefäß mit Zinn gelöthet war, das Thermometer vom Wasser eine gewisse Wärmemenge entzog und die Wärmeabsorption seitens des Kalorimeters aus der Luft stattfand, auch die Baumwolle nicht ohne Einfluss blieb, musste zuerst diese Konstante (x_1) folgendermaßen ermittelt werden:

Ein Stück schmelzendes und mit Fließpapier getrocknetes Eis wurde in das Kalorimeter mit Wasser hineingeworfen und bis zu vollständigem Zerschmelzen gerührt; dabei bedeuten:

p das Gewicht des leeren Kalorimeters,
p_1 das Gewicht des mit Wasser gefüllten Kalorimeters,
p_1-p das Gewicht des Wassers allein,
t_0 die Temperatur (Cels.-Gr.) des Wassers vor dem Hineinwerfen des Eises,
t_1 die Temperatur (Cels.-Gr.) des Wassers nach dem Hineinwerfen des Eises,
p_2 das Gewicht des Kalorimeters mit Wasser und Eis,
p_2-p_1 das Gewicht des Eises allein.

Da die Schmelzwärme des Eises rund 80 Kalorien beträgt, so erhalten wir nach dem bekannten Gesetze der Kalorimetrie folgende Gleichung:

$$\underbrace{(p_1-p)(t_0-t_1)}_{\text{Wasser}} + \underbrace{p\,.\,(t_0-t_1)}_{\text{Kalorimeter}}\,x_1 = \underbrace{(p_2-p_1)\,t_1}_{\text{Eiswasser}} + \underbrace{(p_2-p_1)}_{\text{Eis}}\,80.$$

Die Zifferwerthe in verschiedenen Versuchen waren folgende:

Nr. des Versuches	p_1-p	p_2-p_1	t_0	t_1	T	x_1
1	23,80	2,70	18,1	9,1	0,0	0,42
2	26,70	2,08	16,4	10,1	0,0	0,44
3	28,58	2,23	16,4	10,1	0,0	0,47
4	30,692	33,175	13,2	20,2	95,5	0,41
5	30,297	33,175	13,3	20,3	95,5	0,46
					Mittel	**0,44**

Im vierten und fünften Versuche wurde statt Eis ein Stück Kupfer von einer Anfangstemperatur $T = 95{,}5$ in das Kalorimeter gebracht. In diesem Falle wurde x_1 nach folgender Formel berechnet:

$$(p_1 - p) \cdot (t_1 - t_0) + p\,(t_1 - t_0)\,x_1 = (p_2 - p_1)\,(T - t_1)\,0{,}094,$$

wo 0,094 specifische Wärme des Kupfers zwischen 0° und 100° bedeutet.

Der mittlere Werth für x_1 beträgt somit **0,44**, was auch bei allen Berechnungen in Betracht gezogen wurde.

Dass die Änderung dieses Werthes keinen besonders großen Fehler hervorrufen kann, zeigt folgende Rechnung: Angenommen, dass $x_1 = 0{,}47$ statt 0,44, so erhalten wir aus dem Versuche Nr. 2 für die Schmelzwärme des Eises statt der normalen 80 Kalorien 81,1 Kalorien, d. h. wenn x_1 um 6,8 % zunimmt, nimmt die Schmelzwärme nur um ca. 1,4 % zu.

Bei einigen Versuchen wurde auch ein zweites größeres Kupferkalorimeter (Nr. 2) benutzt. Sein Gewicht betrug $p = 14{,}34$ g und seine Konstante wurde auf gleiche Weise, wie diejenige für das Kalorimeter Nr. 1, bestimmt.

Folgende Tabelle enthält die für diese Konstante erhaltenen Werthe:

Nr. des Versuches	$p_1 - p$	$p_2 - p_1$	t_0	t_1	T	x_2
1	115,22	5,93	18,45	14,0	0,0	0,70
2	116,835	3,775	13,0	10,3	0,0	0,66
3	115,885	6,21	16,6	12,0	0,0	0,58
4	125,20	4,23	14,9	12,0	0,0	0,53
					Mittel	**0,65**

Der mittlere Werth $x_2 =$ **0,65** wurde bei entsprechenden Versuchen in Rechnung gezogen. Die Variationen dieser Größe haben nur einen unbedeutenden Einfluss auf die Schmelzwärme des Eises, wie folgendes Beispiel zeigt:

Nimmt man $x_2 = 0{,}70$ statt 0,65 an, so ergiebt sich aus dem Versuche Nr. 2 die Schmelzwärme des Eises zu 80,5 statt zu 80,0, d. h. während x_2 um 7,2 % zunimmt, nimmt die Schmelzwärme des Eises nur um 0,6 % zu.

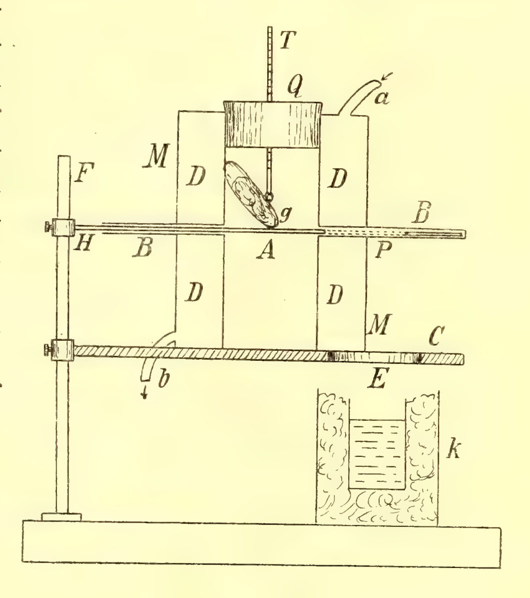
Wo nichts Anderes angegeben ist, wurde das Kalorimeter Nr. 1 gebraucht.

II. Specifische Wärme des trockenen Körpers der Puppe.

Zu dieser Bestimmung wurden lebende Puppen von *Sphinx pinastri*, *Deilephila euphorbiae* und *Phalera bucephala* am 17. März 1890 in einem Luftbade bei 115° getrocknet, bis sie schließlich keine Gewichtsverminderung mehr zeigten, was gewöhnlich nach drei bis fünf Stunden eintrat; darauf wurden sie gestoßen und in ein Reagenzglas, in welchem sich etwas Quecksilber befand[1], eingeschmolzen.

Die trockenen Puppen wogen 4,49 g, das Reagenzglas 5,26 g und das Quecksilber 9,26 g.

Die Erwärmung des mit Puppen gefüllten Reagenzglases (*g*) geschah mittels einer besonderen Vorrichtung, deren Konstruktion aus Fig. 1 ersichtlich ist. *M* ist ein koncentrischer Kupferblechcylinder, zwischen dessen Wänden durch das Rohr *a* heißer Wasserdampf hinein- und aus dem Rohre *b* wieder heraustritt. Durch den Kork *Q* geht ein Thermometer *T* hindurch. Das Reagenzglas *g* liegt auf einer Blechplatte *A*, welche bei *p* ein rundes Loch hat. Diese Platte ist mit einem Drahtbügel *H* verlöthet und lässt sich in *B*, *B* verschieben. Der Cylinder *M* liegt außerdem auf einem Holzbrettchen *C* auf und ist von allen Seiten mit schlechtem Wärmeleiter (Baumwolle mit Tuch) umgeben.



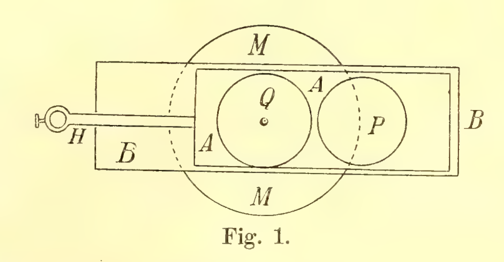


Fig. 1.

Sobald das Thermometer genügend hohe Temperatur (*T*) angiebt, wird die Temperatur des Wassers im Kalorimeter *K* gemessen (t_0). Darauf wird der Cylinder *M* dem Brette *C* entlang verschoben, wobei die Öffnung *p*

[1] Damit das Reagenzglas im Wasser sinken kann.

und E in die Mitte des Cylinders zu liegen kommen, und das Reagenzglas g in das Kalorimeter k hineinfällt. Das Wasser darin wird mit einem Thermometer so lange gerührt, bis die Temperatur t_1 konstant wird.

Diese Vorrichtung ist von meinem Assistenten, Herrn P. PENTSCHEFF, erfunden und bewährt sich ausgezeichnet.

Die Berechnung der specifischen Wärme des trockenen Körpers der Puppen C_1 geschah nach der Formel:

$$\underbrace{p^1 . (t_1 - t_0)}_{\text{Wasser}} + \underbrace{14{,}34 \cdot 0{,}65 \cdot (t_1 - t_0)}_{\text{Kalorimeter}} = \underbrace{5{,}26 \cdot 0{,}2 \cdot (T - t_1)}_{\text{Reagenzglas}}$$

$$+ \underbrace{9{,}26 \cdot 0{,}033 . (T - t_1)}_{\text{Hg}} + \underbrace{4{,}49 \cdot (T - t_1)\, c_1}_{\text{der trockene Körper der Puppen}},$$

wobei bedeuten:

p^1	das Gewicht des Wassers im Kalorimeter,
14,34	das Gewicht des leeren Kalorimeters,
0,2	die specifische Wärme des Glases,
0,033	die specifische Wärme des Quecksilbers,
0,65	die oben erwähnte Konstante des Kalorimeters,
5,26	das Gewicht des Reagenzglases,
9,26	das Gewicht des Quecksilbers in diesem Glase,
4,49	das Gewicht der trockenen Puppen,
T	die Anfangstemperatur des Reagenzglases,
t_0	die Anfangstemperatur des Wassers im Kalorimeter,
t_1	die Endtemperatur des Wassers im Kalorimeter.

Folgende Tabelle enthält die erhaltenen Resultate:

Nr. des Versuches	p^1	t_0	t_1	T	c_1
1	86,36	12,7	15,7	95,0	0,504
2	115,09	15,3	17,6	94,5	0,503
				Mittel	**0,50**

Wir werden später Gelegenheit haben, uns zu überzeugen, dass auch nach anderer Methode angestellte Versuche für c_1 den gleichen Werth ergeben.

III. Specifische Wärme der Puppensäfte.

Da es fast unmöglich ist, alle Säfte aus dem Insektenkörper herauszupressen, um auf diese Art ihre specifische Wärme zu bestimmen, habe ich sie auf indirektem Wege zu bestimmen gesucht.

Ich habe nämlich zuerst die specifische Wärme der lebenden (d. h. normalen) Puppen bestimmt, was folgendermaßen ausgeführt wurde:

In einem Reagenzglas wurden zwei lebende Puppen von *Sphinx ligustri* Anfangs März eingeschmolzen. Das leere Glas wog 3,06 g, die Puppen 4,19 g, und das darin befindliche Quecksilber 5,28 g. Zur Bestimmung der specifischen Wärme wurde das Kalorimeter Nr. 2 benutzt. Die Erwärmung der Puppen geschah vermittels der oben beschriebenen Vorrichtung. Zur Berechnung diente folgende Formel:

$$\underbrace{p^1 \cdot (t_1 - t_0)}_{\text{Wasser}} + \underbrace{14{,}34 \,.\, 0{,}65 \cdot (t_1 - t_0)}_{\text{Kalorimeter}} = \underbrace{3{,}06 \cdot 0{,}2\,(T - t_1)}_{\text{Glas}}$$
$$+ \underbrace{5{,}28 \cdot 0{,}033 \,.\, (T - t_1)}_{\text{Hg}} + \underbrace{4{,}19 \cdot (T - t_1)\, c_2}_{\text{Puppen}},$$

wobei die Buchstaben und die Zahlen die frühere Bedeutung haben und c_2 spec. Wärme der lebenden Puppen bedeutet.

Folgende Tabelle enthält die erhaltenen Resultate:

Nr. des Versuches	p^1	t_0	t_1	T	c_2
1	115,14	14,7	17,6	94,5	0,94
2	112,71	11,7	14,6	93,0	0,89
3	132,23	15,0	17,4	93,5	0,88
				Mittel	**0,90**

Gestützt auf die Werthe $c_1 = 0{,}50$ und $c_2 = 0{,}90$, kann man die specifische Wärme der Insektensäfte berechnen und zwar:

Ist M das Gewicht des ganzen Insekts, P sein Gewicht im trockenen Zustande (bei 115° getrocknet) und S das Gewicht seiner Säfte, so besteht offenbar die Beziehung:

$$M = P + S \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad 1$$

Dividirt man S durch M, so erhält man eine Größe, welche angiebt, wieviel g Säfte 1 g des lebenden Insekts enthält, d. h.:

$$\frac{S}{M} = q \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad 2).$$

Die Größe q habe ich Säftekoefficient genannt [1].

Wenn c_3 die specifische Wärme der Insektensäfte bedeutet, so erhält man nach einem bekannten Satze der Kalorimetrie folgende Gleichung:

$$Mc_2 (t_1 - t_0) = Pc_1 (t_1 - t_0) + Sc_3 (t_1 - t_0)$$

wobei jedes Glied in Kalorien ausgedrückt ist, oder nach der Vereinfachung:

$$Mc_2 = Pc_1 + Sc_3 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad 3)$$

woraus

$$c_3 = \frac{Mc_2 - Pc_1}{S},$$

oder, da $M = P + S$,

$$c_3 = \frac{(P+S)c_2 - Pc_1}{S} = \frac{P(c_2 - c_1)}{S} + c_2 \quad \ldots\ldots\ldots \quad 4).$$

Dividirt man die Formel 1 durch S, so erhält man:

$$\frac{M}{S} = \frac{P}{S} + 1.$$

Nun ist aus der Formel 2 $\frac{M}{S} = \frac{1}{q}$, folglich

$$\frac{1}{q} = \frac{P}{S} + 1$$

und daraus

$$\frac{P}{S} = \frac{1}{q} - 1.$$

Setzt man den Werth für $\frac{P}{S}$ in die Gleichung 4, so erhält man

$$c_3 = \left(\frac{1}{q} - 1\right)(c_2 - c_1) + c_2$$

oder nach der Vereinfachung

$$c_3 = \frac{c_2 - c_1}{q} + c_1 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad 5).$$

Somit kann man die specifische Wärme der Insektensäfte bestimmen, wenn man den Säftekoefficient (q), und die specifischen Wärmen der trockenen (c_1) und der lebenden (c_2) Puppe kennt.

In unserem speciellen Falle lässt sich die specifische Wärme der Puppensäfte von *Sphinx ligustri* berechnen, wie folgt:

Im Anfang März betrug der Säftekoefficient dieser Puppe $q = 0{,}70$ und die anderen Größen waren: $c_2 = 0{,}90$ und $c_1 = 0{,}50$. Daraus erhält man nach dei Formel 5

$$c_3 = 1{,}07.$$

Dass die specifische Wärme der Puppensäfte diejenige des Wassers (1,00) um 6,5% übersteigt, ist nicht auffallend, wenn man bedenkt, dass die Insektensäfte größtentheils aus Wasser bestehen, in welchem verschiedene Salze und Eiweißstoffe enthalten sind. Es ist wahr, dass die specifische Wärme des Seewassers nach den Untersuchungen von THOULET und CHEVALLIER [21] bei der Dichte von 1,0043 kleiner ist als die des reinen Wassers, und zwar beträgt sie 0,980, und bei noch größerer Dichte (1,0463) noch kleiner ist (0,903), — aber wir

kennen mehrere Substanzen, deren specifische Wärme größer als 1 ist: so z. B. beträgt dieselbe beim Wachs 1,72 [13].

Auf diese Art erscheint es möglich, dass, wenn Metallsalze die specifische Wärme der Säfte nicht größer als 1 machen können, sie andere Salze resp. Verbindungen bedingen. Es ist auch nicht außer Acht zu lassen, dass zwei oder mehrere Flüssigkeiten beim Mischen mit einander zuweilen eine Verbindung ergeben, welche größere specifische Wärme als diejenige der Bestandtheile liefern (z. B. Alkohol mit Wasser).

a. Abhängigkeit vom Säftekoefficienten.

Wie die Formel 5 ergiebt, ist die specifische Wärme der Insektensäfte (c_3) vom Säftekoefficienten abhängig. Da nun der Säftekoefficient für verschiedene Arten und Entwicklungsstadien variirt, so kann auch die specifische Wärme der Säfte keine konstante Größe bleiben, was auch selbstverständlich ist, wenn man in Betracht zieht, dass die Zusammensetzung der Säfte große Veränderungen während der Entwicklung des Insekts erleidet, wie aus den hier angeführten Arbeiten verschiedener Forscher zu ersehen ist.

RENGGER [18] war der Erste, welcher eine Gewichtsabnahme der Schmetterlingspuppen bei ihrer Entwicklung konstatirte und feststellte, dass dabei eine bedeutende Wasserverdunstung stattfindet.

NEWPORT [11] fand, dass die Gewichtsabnahme des vollkommenen Insekts (*Sphinx ligustri* und *Cerula vinula*) intensiver als die der ausgewachsenen Raupe, und die der ausgewachsenen und sich verwandelnden Raupe intensiver als die der Raupe ist. Außerdem zog er aus den Beobachtungen an *Sphinx ligustri* den Schluss, dass, wenn die Umwandlung in der inneren Struktur der Puppe nahezu vollendet und das vollkommene Insekt im Begriff sei, auszuschlüpfen, die Respirations- und ganze Lebensthätigkeit der Puppe ihr Maximum erreicht [12].

RÉGNAULT und REISET [17] stellten Versuche mit Raupen und Puppen an und fanden, dass sie mehr Sauerstoff aus der Luft aufnehmen, als sie vermittels der Kohlensäure wieder ausscheiden. Dieser Umstand wird wohl dadurch erklärt, dass ein Theil des Sauerstoffs sich mit dem Wasserstoff des Insekts zu Wasser verbindet.

D. HERMANN und L. LANDOIS [8] haben histologische Untersuchungen an *Smerinthus populi* und *Phithirius inguinalis* angestellt und fanden, dass die Anzahl der Blutkörperchen bei der Raupe stets zunimmt und ein Maximum vor der Verpuppung erreicht. Dabei

vermindert die Zunahme der Blutkörperchen ihre Dimensionen und zwar hauptsächlich in den ersten Tagen des Raupenlebens, später aber nehmen diese Dimensionen zu. Die Anzahl der Blutkörperchen im Puppenstadium vermindert sich und wird noch geringer beim Imago.

Sehr ausführliche Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Raupe an bis zu dem des entwickelten Schmetterlings stellte Wilhelm Blasius [6] an. Er fand, dass die Gewichtsabnahme der Puppe eine viel geringere ist, als die der Raupe. Die Schlüsse, die man aus der Gewichtsabnahme während des Puppenzustandes auf die innere Entwicklung der Puppen ziehen kann, in so fern dieselbe ununterbrochen und durch eine im Ganzen gleichmäßig warme Witterung begünstigt vor sich geht, lassen sich wie folgt aussprechen:

Die Umwandlungsthätigkeit ist während des ersten Viertels des Puppenzustandes eine verhältnismäßig bedeutende. Sie ist jedoch vom ersten Augenblick an im Sinken begriffen und sinkt schnell, aber nicht plötzlich. Sie erreicht im zweiten Viertel des Puppenzustandes ihr Minimum; von da an nimmt sie während des dritten Viertels allmählich wieder zu, wobei jedoch durch die Verhältnisse ein deutliches Schwanken leicht bewirkt werden kann. Im letzten Viertel findet eine schnelle und in den letzten Tagen eine bisweilen plötzliche Zunahme der Entwicklungsthätigkeit statt. Dieselbe gelangt in den letzten Stunden vor dem Auskommen des Schmetterlings allerdings auf die höchste Höhe, wobei sie jedoch für gewöhnlich keine Dimensionen annimmt, welche unverhältnismäßig von denen der letzten Tage des Puppenzustandes verschieden sind. (Diese Untersuchungen wurden an *Vanessa urticae* und *jo* angestellt.)

Außerdem bestimmte er den Wassergehalt der Raupe und Puppe von *Vanessa urticae* und fand folgenden Säftekoefficient (q):

Stadium	Zeit	q
Raupe	in der Umwandlung begriffen	77,63
Puppe	mehrere Tage nach der Verpuppung . . .	77,778
Puppe	mehrere Tage nach der Verpuppung . . .	77,624
Puppe	$^1/_2$ Stunde nach der Verpuppung	76,190
Zwei Puppen	$3^3/_4$ Tage alt	76,695
Zwei Puppen	$6^1/_2$ Tage alt	77,404
Puppe	11 Tage alt (kurz vor dem Ausschlüpfen)	78,118

O. von Linstow [9] bestimmte die Zu- und Abnahme des Gewichtes der Seidenraupe in ihren verschiedenen Ständen und zwar vom Ei ab bis zum Tode des Schmetterlings. Er konstruirte eine

Kurve, deren horizontale Achse die Gewichtsgrößen und deren vertikale die Zahl der Tage angiebt. Die Kurve zeigt fünf deutlich markirte Abschnitte:

1) Die Periode, welche das Thier im Ei verbringt; eine fast horizontale Linie.
2) Die steil aufsteigende Raupenperiode.
3) Die steil abfallende Einspinnungsperiode.
4) Die schwach abfallende Puppenperiode.
5) Die steil abfallende Schmetterlingsperiode.

Sehr ausführliche Untersuchungen über die Gewichtsänderungen der Insekten in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung stellt auch F. Urech [23] an. Hier sei nur das Verhältnis des Saftwassers zum Athmungswasser bei der Puppe von *Deilephila euphorbiae* angeführt:

Die Gewichtsabnahme der Puppe = 0,0888 g
Das abgegebene Gesammtwasser . = 0,1032 »
Die abgegebene Kohlensäure . . = 0,0570 »

Mit Hilfe algebraischer Gleichungen und chemischer Formeln berechnet Urech:

Saftwasser . . = 0,0402 g
Athmungswasser = 0,0630 »
Gesammtwasser = 0,1032 g.

Wilh. Petersen [14] fand an Puppen von *Sphinx ligustri*, *S. pinastri*, *Deilephila euphorbiae*, *Smerinthus populi* und *ocellatus*, dass die Gewichtsabnahme der Puppe ganz am Anfang des Puppenstadiums und zu Ende desselben ganz auffallend stärker ist als in der Zwischenzeit.

W. Schmujdsinowitsch [20] bestimmte die Gewichtsänderung bei Puppen von *Bombyx mori* und fand zwei Maxima des Stoffverlustes und zwar 1) sofort nach dem Verpuppen und 2) unmittelbar vor dem Entpuppen; ein Minimum tritt am 3.—5. Tage nach der Verpuppung ein. Der allgemeine Verlust des Gewichtes während des Puppenstadiums betrug im Durchschnitt für ♂♂ 14,3% und für ♀♀ 12,4%. »Ein riesiger Verlust des Stoffes wurde in den meisten Fällen beim Verwandeln der Puppen in Schmetterlinge beobachtet und schwankte von 18,5% bis 45%, durchschnittlich erreichte er 29,4%« (p. 219).

Folgende Tabelle enthält die Procente des ursprünglichen Gewichtes der Puppe sammt Kokons von *Bombyx mori* (gelbe korsika-

nische Rasse), welche der Untersuchung von A. Golubajew [7] entnommen ist:

Juni:	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
%:	92.	86.	76.	57.	38.	28.	25.	21.

Darauf schlüpfte der Schmetterling aus.

M. Terre [22] untersuchte die Respiration bei *Lina tremula* in verschiedenen Entwicklungsstadien und fand, dass die ausgeschiedene Kohlensäure mit der Entwicklung der Larve bedeutend und schnell abnimmt; während der Zeit des Schlüpfens nimmt diese Menge zu. Die Hautathmung ist während des Larvenzustandes sehr thätig und verlangsamt sich während des Puppenstadiums, um im Augenblick des Schlüpfens wieder zu steigen.

Auch ich [1] bestimmte den Säftekoefficient für verschiedene Insektenarten (18 Arten von Lepidopteren, 16 Arten von Lepidopterenpuppen, 10 Arten von Coleopteren und 2 Arten von Hymenopteren) und kam zu folgenden Resultaten:

1) Der Säftegehalt in den entwickelten Insekten macht unter normalen Umständen im Allgemeinen ca. $^2/_3$ des Gesammtgewichtes des Insekts aus.

2) Der Säftekoefficient variirt bei verschiedenen Arten und sogar bei verschiedenen Exemplaren einer und derselben Art.

3) Die Größe des Koefficienten ist von der Insektengröße unabhängig (z. B. für *Plusia gamma*, einen verhältnismäßig kleinen Schmetterling, und für den großen *Lasiocampa quercifolia* beträgt q ca. 0,70).

4) Die Insekten, welche selbst oder deren Larven im Inneren von Bäumen leben, haben einen kleinen Säftekoefficient (bei *Cossus cossus* $q = 0{,}43$, bei *Cerambyx scopoli* $q = 0{,}15$).

5) Den größten Säftekoefficienten besitzen die Raupen (ca. 0,8), den mittleren die Puppen (von 0,8 bis 0,6), und den kleinsten die entwickelten Schmetterlinge (von 0,7 bis 0,4).

Um zu konstatiren, ob der Säftekoefficient während der Puppenentwicklung sich ändert, habe ich Versuche mit Puppen von *Phalera bucephala* und *Deilephila euphorbiae* angestellt [5].

Während 40 Tagen (vom 23. II. bis 4. IV.) änderte sich der Säftekoefficient bei Puppen von *Phalera bucephala* von 0,74 bis auf 0,69 oder um 6,7% (durchschnittlich von neun Puppen).

Ausführlicher sind in dieser Beziehung die Puppen von *Deilephila euphorbiae* von mir untersucht worden. Das arithmetische Mittel von mehreren Exemplaren ergab sich für q:

2. IV.	6. IV.	7. IV.	10. IV.	12. IV.	13. IV.	16. IV.	25. IV.	15. V.
0,75.	0,78.	**0,79.**	0,78.	0,76.	0,75.	0,75.	0,76.	0,71.

Daraus folgt, dass der Säftekoefficient mit der Dauer der Puppenzeit Anfangs zunimmt, ein Maximum (am 7. IV.) erreicht, um nachher zuerst längere Zeit konstant zu bleiben und dann abzunehmen.

Dabei muss ich bemerken, dass diese Puppen Ende Februar von Deutschland bezogen wurden und darauf im warmen Zimmer verblieben.

Alle diese Untersuchungen ergeben somit, dass der Säftekoefficient und auch die Säfte im Laufe des Puppenstadiums eine Veränderung erleiden. Es war desshalb interessant, die specifische Wärme der Puppensäfte während verschiedener Entwicklungsmomente der Puppen zu untersuchen.

Um genauere Resultate zu erhalten, brachte ich die Puppen direkt ins Kalorimeter, ohne dieselben in Reagenzgläsern einzuschmelzen, wobei ich folgendermaßen verfuhr:

α. Mehrere Reagenzgläser werden mit je einer abgewogenen Puppe von *Deilephila euphorbiae* in ein großes, mit reinem Eis gefülltes Glasgefäß gebracht und jedes Glas mit Kork verschlossen. Nach dem Verlauf gewisser, in jedem einzelnen Versuche näher angegebener Zeit wurde die Puppe ins Kalorimeter (ohne dieselbe mit Fingern zu berühren) gebracht und die Temperatur des Wassers im Kalorimeter vor (t_0) und nach dem Einwerfen der Puppe (t_1) bestimmt; im letzteren Falle wurde das Wasser mit der Puppe fortwährend gerührt, um die gleichmäßige Temperatur rasch zu erhalten.

Da bei solchen Bestimmungen viel darauf ankommt, dass das Wasser im Kalorimeter das ursprüngliche Gewicht (p^1) beibehält, wurden folgende Maßregeln getroffen:

1) Um die Gewichtsverminderung durch die Verdampfung zu beseitigen, wurde das Kalorimeter mit Wasser, kurz vor dem Einwerfen der Puppe ins Wasser, gewogen.

2) Um den Verlust des Wassers im Kalorimeter durch Herausnehmen des Thermometers zu verhindern, wurde das Thermometer Anfangs in ein anderes Glas mit Wasser gebracht und erst dann mit dem an ihm hängenden Wasser ins Kalorimeter eingetaucht.

3) Das Kalorimeter wurde nur bis ca. $^2/_3$ seiner Höhe mit Wasser gefüllt, damit aus demselben durch Fallen der Puppe kein Wasser herausspritzen könnte. Wenn eventuell ein Tropfen auf der zwischen Kalorimeter und dem Glase sich befindlichen Baumwolle zu

beobachten war, wurde derselbe in die Rechnung gezogen (ein Tropfen wiegt ca. 0,03 g).

Die Berechnung der specifischen Wärme der lebenden Puppe (c_2) geschah nach der Formel:

$$\underbrace{p^1(t_0-t_1)}_{H_2O} + \underbrace{6{,}97 \,.\, 0{,}44\,(t_0-t_1)}_{\text{Kalorimeter}} = \underbrace{Mc_2\,(t_1-0^\circ}_{\text{lebende Puppe}} \quad . \; . \; . \; . \; (A)$$

oder nach der Vereinfachung

$$(t_0 - t_1)\,(p^1 + 3{,}067) = Mc_2t_1$$

woraus

$$c = \frac{(t_0-t_1)(p^1-3{,}067)}{Mt_1}$$

wo 0,44 die Konstante des Kalorimeters und 6,97 sein Gewicht bedeutet. Die übrigen Buchstaben haben die frühere Bedeutung.

Die specifische Wärme der Puppensäfte (c_3) erhält man nach der Einsetzung der Größe c_2 in die Formel 5 und zwar in

$$c_3 = \frac{c_2 - c_1}{q} + c_1$$

wo $c_1 = 0{,}50$ gesetzt ist (specifische Wärme des trockenen Puppenkörpers).

β) Bei diesem Verfahren wurden die Puppen auch direkt ins Kalorimeter gebracht, wurden aber in einem besonders konstruirten Bade bis zur bestimmten eigenen Temperatur ihres Körpers abgekühlt.

Der Kühlapparat und die Vorrichtung zur Messung der Temperatur der Puppe ist aus Fig. 2 ersichtlich. Das aus Zinkblech gemachte Gefäß B (innere Höhe 30 cm, Durchmesser 40 cm) wurde mehrmals mit Tuch umwickelt und enthielt die Kältemischung (gestoßenes Eis mit NaCl). Das koncentrische Blechgefäß H enthielt die zu untersuchende Puppe P, welche auf eine thermoelektrische Nadel gepresst war. Das Gefäß H war oben mit dem Deckel A und unten mit einem Kork F verschlossen. Die Löthstellen der Kupfer-, Nickel- und Eisendrähte wurden in das Gefäß E mit reinem Eis gestellt. C bedeutet den Unterbrecher des thermoelektrischen Stromes und G das Galvanometer von WIEDEMANN, dessen Ablenkungen mittels Fernrohr und Skala beobachtet wurden. Die Berechnung der eigenen Temperatur (T) der Puppe geschah nach der Formel

$$T = \frac{n}{k},$$

wobei n die Anzahl der Skalentheile für die Ablenkung der Magnetnadel im Galvanometer (in Ruhelage = Null), und k eine Konstante (6,0) bedeutet. Wegen der Einzelnheit verweise ich auf meine frühere Arbeit [2].

Die Temperatur T wurde jede Minute aufgeschrieben. In einem gewissen, bei jedem Versuche näher angegebenen Moment wurde

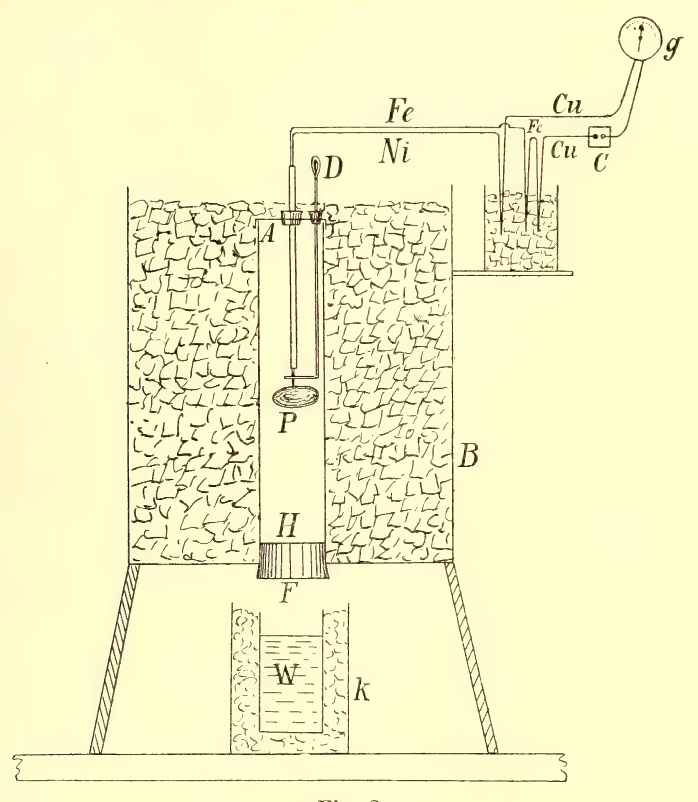


Fig. 2.

mittels des Drahtes D auf die Puppe P aufgedrückt, wobei sie direkt ins Kalorimeter W, im mit Baumwolle gefüllten Gefäß k, herunterfiel.

Die Bestimmung der Temperatur im Kalorimeter und sonstige Maßregeln und Berechnungen waren wie bei der Methode α.

Zuerst wurden die Messungen mittels der Methode α angestellt.

Folgende Tabelle enthält die erhaltenen Resultate an lebenden Puppen von *Deilephila euphorbiae*, wobei Z die von der Puppe bei 0° verbrachte Zeit in Minuten bedeutet.

Nr. des Versuches	Datum 1900	t_0	t_1	p^1	M	q	c_3	c_2	Z
1	25. IV.	16,5	15,0	21,96	2,152	0,77	1,35	1,16	250
2	»	15,3	13,8	21,80	2,800	0,74	1,09	0,94	260
3	»	11,80	11,25	22,058	1,622	0,81	0,81	0,75	240
4	25. V.	14,8	14,0	26,39	2,440	0,77	0,76	0,70	360
5	»	15,0	14,15	27,50	2,120	0,74	0,98	0,86	260

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass die specifische Wärme der Puppensäfte (c_3) sehr variabel ist, und zwar variirt sie sogar bei Puppen, welche an demselben Tage (25. IV.) untersucht wurden.

Dann wurden drei Versuche nach der Methode β angestellt und zwar:

Versuch Nr. 6. 6. IV. Die Puppe ($M = 1,570$, $P = 0,362$, $S = 1,208$, $q = 0,77$) erreichte allmählich die Temperatur $T = -5,6°$, ohne dabei Erstarrungserscheinungen ihrer Säfte zu zeigen, und wurde ins Kalorimeter hinuntergestoßen. Dabei betrugen: $p^1 = 26,515$, $t_0 = 13,5$, $t_1 = 12,8$. Da die Puppe durch das Aufspießen an die thermoelektrische Nadel etwas von ihren Säften verlor, so wurde das Kalorimeter mit dem Wasser und der Puppe nach dem Versuche noch einmal gewogen, und es erwies sich, dass die Puppe nur noch $M_1 = 1,555$ wog.

Nach der Formel A ergiebt sich

$$c_2 = 0,73$$

und nach der Formel 5

$$c_3 = 0,80.$$

Versuch Nr. 7. 15. V. Die Puppe ($P = 0,648$) erreichte $T = -3,8°$. Dabei betrugen: $p^1 = 26,53$, $t_0 = 16,5$, $t_1 = 15,35$, $M_1 = 1,930$.

Daraus

$$c_2 = 0,92.$$

Versuch Nr. 8. 23. V. Die Puppe ($P = 0,580$) erreichte $T = -5,1°$. Dabei betrugen: $p^1 = 25,99$, $t_0 = 15,2$, $t_1 = 14,1$, $M_1 = 2,060$.

Daraus

$$c_2 = 0,81.$$

Leider wurde die Größe M bei den letzten Versuchen nicht bestimmt, desshalb kann auch die Größe c_3 nicht berechnet werden.

Wie aus diesen drei Versuchen zu ersehen ist, waren die Säfte bei den untersuchten Puppen unterkühlt und zwar im Maximum bis zu $-5,6°$. Ähnliche Unterkühlungserscheinungen wurden auch bei

anderen Puppen, welche in Reagenzgläsern in der Kältemischung standen, beobachtet; den Beweis dafür liefert die Größe c_2, berechnet nach der Formel A, welche sonst, wenn die Säfte auch nur theilweise gefrieren, unvergleichbar größeren Werth für c_2 ergiebt. Näheres darüber siehe im Abschnitt IV.

Ich führe hier einige solcher Versuche an, wobei T die Temperatur im Reagenzglas und Z die Dauer der Einwirkung dieser Temperatur in Minuten bedeutet.

Versuch Nr. 9. 25. IV. Anfangstemperatur des Luftbades — 10°, Endtemperatur $T = - 6{,}1$. Dabei betrugen: $Z = 255$, $p^1 = 24{,}39$, $t_0 = 12{,}3$, $t_1 = 11{,}1$, $M = 2{,}084$, $P = 0{,}492$, $S = 1{,}592$, $q = 0{,}77$.

Nach der Formel A ergiebt sich

$$c_2 = 0{,}92$$

und nach der Formel 5

$$c_3 = 1{,}05.$$

Versuch Nr. 10. 8. VI. Anfangstemperatur des Luftbades — 19,5°, Endtemperatur $T = - 14{,}0$. Dabei betrugen: $Z = 330$, $p^1 = 29{,}46$, $t_0 = 18{,}9$, $t_1 = 17{,}0$, $M = 2{,}44$, $P = 0{,}547$, $S = 1{,}893$, $q = 0{,}77$.

Daraus

$$c_2 = 0{,}82 \text{ und } c_3 = 0{,}93.$$

Versuch Nr. 11. 26. V. Anfangstemperatur des Luftbades — 4,8°, Endtemperatur $T = - 4{,}8$, $Z = 25$, $p^1 = 28{,}68$, $t_0 = 16{,}4$, $t_1 = 15{,}3$, $M = 2{,}150$, $P = 0{,}470$, $S = 1{,}680$, $q = 0{,}78$.

Daraus

$$c_2 = 0{,}88 \text{ und } c_3 = 0{,}99.$$

Versuch Nr. 12. 26. V. Anfangstemperatur des Luftbades — 4,8°, Endtemperatur $T = - 4{,}6$, $Z = 50$, $p^1 = 31{,}13$, $t_0 = 16{,}1$, $t_1 = 15{,}2$, $M = 1{,}785$, $P = 0{,}455$, $S = 1{,}330$, $q = 0{,}75$.

Daraus

$$c_2 = 0{,}87 \text{ und } c_3 = 0{,}99.$$

Versuch Nr. 13. 26. V. Anfangstemperatur — 4,8°, Endtemperatur $T = - 4{,}4$, $Z = 95$, $p^1 = 30{,}71$, $t_0 = 14{,}0$, $t_1 = 13{,}3$, $M = 1{,}880$, $P = 0{,}395$, $S = 1{,}485$, $q = 0{,}79$. Die Puppe war schwärzlich.

Daraus

$$c_2 = 0{,}71 \text{ und } c_3 = 0{,}77.$$

Versuch Nr. 14. 26. V. Anfangstemperatur — 4,8°, Endtemperatur $T = - 1{,}5$, $Z = 255$, $p^1 = 28{,}82$, $t_0 = 16{,}1$, $t_1 = 15{,}4$, $M = 1{,}66$, $P = 0{,}428$, $S = 1{,}232$, $q = 0{,}74$.

Daraus $c_2 = 0{,}79$ und $c_3 = 0{,}89$.

Versuch Nr. 15. 25. V. Anfangstemperatur — 16°, Endtemperatur $T = -0{,}2$, $Z = 350$, $p^1 = 26{,}51$, $t_0 = 14{,}6$, $t_1 = 13{,}7$, $M = 2{,}220$, $P = 0{,}570$, $S = 1{,}650$, $q = 0{,}74$.

Daraus

$$c_2 = 0{,}86 \text{ und } c_3 = 0{,}98.$$

Außer diesen Versuchen wurden noch solche angestellt, in welchen die Puppen zuerst einer niedrigen Temperatur längere Zeit ausgesetzt und dann in die Temperatur 0° gebracht wurden. Erst dann wurden sie kalorimetrisch untersucht.

Versuch Nr. 16. 12. IV. Die Puppe verblieb zuerst 4 Stunden im Luftbade von der Endtemperatur — 8,3° und wurde in die Temperatur 0,0° gebracht, wo sie $2^1/_2$ Stunden blieb. Dabei betrugen: $p^1 = 21{,}70$, $t_0 = 13{,}3$, $t_1 = 12{,}4$, $M = 2{,}075$, $P = 0{,}348$, $S = 1{,}727$, $q = 0{,}83$.

Daraus

$$c_2 = 0{,}87 \text{ und } c_3 = 0{,}95.$$

Versuch Nr. 17. 25. V. Die Puppe verbrachte zuerst $3^1/_2$ Stunden in — 16° und dann 55 Minuten in 0,0°. Dabei betrugen: $p^1 = 27{,}405$, $t_0 = 15{,}0$, $t_1 = 14{,}15$, $M = 2{,}230$, $P = 0{,}610$, $S = 1{,}620$, $q = 0{,}73$.

Daraus

$$c_2 - 0{,}82 \text{ und } c_3 = 0{,}94.$$

Stellen wir alle erzielten Resultate zusammen, so erhalten wir folgende Tabelle:

Nr. des Versuches	Datum	q	c_2	c_3
6	6. IV.	0,77	0,73	0,80
16	12. IV.	0,83	0,87	0,95
3	25. IV.	0,81	0,75	0,81
9	»	0,77	0,92	1,05
1	»	0,77	(1,16)	(1,35)
2	»	0,74	0,94	1,09
7	15. V.	—	0,92	—
8	23. V.	—	0,81	—
13	26. V.	0,79	(0,71)	(0,77)
11	26. V.	0,78	0,88	0,99
4	25. V.	0,77	(0,70)	(0,76)
12	26. V.	0,75	0,87	0,99
15	25. V.	0,74	0,86	0,98
5	25. V.	0,74	0,86	0,98
17	25. V.	0,73	0,82	0,94
14	26. V.	0,73	0,79	0,89
10	8. VI.	0,77	0,82	0,93
	Mittel	0,77	0,85	0,95

Daraus ist ersichtlich, dass q in einem bestimmten Verhältnisse zu c_2 resp. c_3 steht. Und in der That, betrachten wir die Werthe für c_2 am 25. und 26. V., so finden wir, dass mit der Abnahme der Größe q auch die Größen für c_2 und c_3 abnehmen, wie es aus folgender Tabelle noch anschaulicher wird, wobei die Größen für q nach absteigender Reihe folgen:

Nr.:	13,	11,	4,	12,	15,	5,	17,	14.
q :	0,79,	0,78,	0,77,	0,75,	0,74,	0,74,	0,73,	0,73.
c_2 :	(0,71),	0,88,	(0,70),	0,87,	0,86,	0,86,	0,82,	0,79.
c_3 :	(0,77),	0,99,	(0,76),	0,99,	0,98,	0,98,	0,94,	0,89.

Nur die Versuche Nr. 13 und 4 bilden eine Ausnahme. Es ist hier interessant zu bemerken, dass die Versuche Nr. 15 und 5 bei gleichen Größen für q, auch unter einander gleiche Werthe für c_2 resp. c_3 haben.

Betrachten wir die Angaben vom 25. IV., so erhalten wir auch hier dieselbe Regelmäßigkeit, nur im umgekehrten Sinne, und zwar:

Nr.:	3,	9,	1,	2,
q :	0,81,	0,77,	0,77,	0,74,
c_2 :	0,75,	0,92,	(1,16),	0,94,
c_3 :	0,81,	1,05,	(1,35),	1,09,

d. h. die Größen für c_2 und c_3 nehmen mit der Abnahme von q zu (eine Ausnahme macht nur der Versuch Nr. 1).

Diese zwei entgegengesetzten Regelmäßigkeiten führen uns zu dem Resultate, dass die Vergleichung zwischen q und c_2 resp. c_3 nur am gleichen Datum gemacht werden darf.

Vergleicht man die Größen c_2 und c_3 am 25. IV. mit demjenigen am 25. bis 26. V., so ergiebt sich für die mittleren Werthe:

	c_2	c_3
25. IV.	0,87	0,98
25.—26. V.	0,85	0,96,

d. h. die mittlere specifische Wärme der Puppensäfte (bei verschiedenen q) nimmt mit dem Fortschreiten der Entwicklung ab, was dadurch zu erklären wäre, dass die Säfte weniger wässerig werden, da die Zunahme des Wassergehaltes in Lösungen, wie bekannt, ihre specifische Wärme vergrößert. Es muss hier aber bemerkt werden, dass der Säftekoefficient im Allgemeinen keinen Aufschluss darüber geben kann, ob die Puppe viel oder wenig Wasser enthält, mit anderen Worten, ob die Säfte weniger oder mehr Wasser

enthalten, sondern dieser Koefficient giebt nur die Saftigkeit der Puppe an. Diese Bemerkung wird durch obige Regelmäßigkeiten bestätigt. Es ist wahr, dass, je kleiner q am 25. bis 26. V. war, desto geringer auch die specifische Wärme der Puppensäfte war (c_3), und man könnte meinen, dass die Verminderung des Säftekoefficienten mit der Abnahme des Wassergehaltes in näherem Zusammenhange steht. Die Versuche am 25. IV. ergeben aber das Gegentheil: die specifische Wärme der Säfte nimmt dort mit der Abnahme der Größe q zu.

Weitere Bestätigung für die Ungültigkeit der Größe q bei der Beurtheilung, ob die Säfte viel oder weniger Wasser enthalten, finden wir in meinen Untersuchungen [5] über den Einfluss des Säftekoefficienten auf die Temperatur N, bei welcher die Säfte zu erstarren beginnen. Ich fand nämlich, dass N bei den meisten der untersuchten Insektenarten in verschiedenen Entwicklungsstadien annähernd umgekehrt proportional dem Säftekoefficienten ist, was darauf hindeutet, dass in diesem Falle hauptsächlich die Koncentration der Säfte eine Rolle spielt. Nun ist N bei einigen Arten aber direkt proportional der Größe q (bei Schmetterlingen von *Deilephila euphorbiae* und bei Puppen von *Papilio podalirius* und *Vanessa levana*). Dieser letzte Umstand bedeutet, dass wir es hier mit verschiedener Zusammensetzung der Säfte zu thun haben.

Somit kann auch die specifische Wärme der Säfte sowohl durch die Koncentration wie auch durch die Änderung an der Zusammensetzung der Säfte beeinflusst werden, was in der Größe q enthalten ist. Die Größe q ändert sich, wie weiter oben bemerkt, bei Puppen von *Deilephila euphorbiae* so, dass sie mit der Dauer der Puppenzeit Anfangs zunimmt, ein Maximum (am 7. IV.) erreicht, um nachher zuerst längere Zeit konstant zu bleiben und dann abzunehmen. Den Umstand, dass der Säftekoefficient bei hier auf specifische Wärme untersuchten Puppen z. B. am 25. bis 26. V. zwischen 0,79 und 0,73 variirt, weist folglich darauf hin, dass die Puppen an diesem Tage nicht alle in gleichem Entwicklungsstadium sich befanden, was dadurch zu erklären ist, dass die Puppen Ende Februar ins warme Zimmer verbracht wurden. Unter diesen Umständen aber, wie bekannt, schlüpfen die Schmetterlinge, wenigstens dieser Species, sehr unregelmäßig aus. Der erste Schmetterling (von 200 Puppen) schlüpfte bei mir am 14. IV. und der letzte am 10. VI. aus; einige Puppen werden vielleicht nächstes Jahr Schmetterlinge ergeben.

Wenden wir uns nun zur näheren Betrachtung der Abhängigkeit der Größen c_2 und c_3 von der Größe q, welche durch die Formel

$$c_3 = \frac{c_2 - c_1}{q} + c_1 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad 5)$$

gegeben ist.

Wären c_2 und c_1 konstante Größen, so würde die Änderung von c_3 nur von der Änderung der Größe q abhängig sein, und zwar wäre dann c_3 umgekehrt proportional der Größe q; nun kann aber c_2 nie konstant bleiben, da diese Größe die specifische Wärme der lebenden Puppe darstellt, in welche die specifische Wärme der Säfte, also eine Variable, hineinkommt. Es ist desshalb zu untersuchen, wie die specifische Wärme der Puppensäfte (c_3) von c_2 und q abhängt.

Wir nehmen zunächst c_1 als eine Konstante an und setzen für sie den Werth 0,5 hinein, wie es aus den oben beschriebenen Versuchen hervorgeht. Wir erhalten dann

$$c_3 = \frac{c_2 - 0{,}5}{q} + 0{,}5\,.$$

Die Änderung der Größe c_3 hängt nur von der Änderung des Bruches $\frac{c_2 - 0{,}5}{q}$ ab: nimmt der Zähler dieses Bruches ab und der Nenner zu, so wird c_3 kleiner, und umgekehrt, nimmt der Zähler zu und der Nenner ab, so wird c_3 größer. Daraus folgt, dass:

1) c_3 wird größer, wenn c_2 zu- und q abnimmt (die Versuchsserie am 26. IV. Nr. 3, 9, 2).

2) c_3 wird kleiner, wenn c_2 ab- und q zunimmt.

Verwickelter sind die Fälle, wo sowohl der Zähler, wie auch der Nenner zu- resp. abnimmt, denn die Änderung von c_3 wird davon abhängen, ob c_2 oder q stärker zu- resp. abnehmen. Man kann sich leicht überzeugen, wenn man verschiedene Zifferwerthe für c_2 und q einsetzt, dass in diesem Falle c_3 mit der Zunahme von q sowohl zu-, wie auch abnehmen kann.

Wir wollen hier einige specielle Fälle betrachten.

a. Setzt man in die Formel

$$c_3 = \frac{c_2 - 0{,}5}{q} + 0{,}5$$

$q = 1$ ein, so ist

$$c_3 = c_2\,,$$

d. h. die specifische Wärme der Puppensäfte und der Puppe selbst sind einander gleich, wenn der Säftekoefficient 100% beträgt, oder mit anderen Worten, wenn die Puppe ausschließlich aus Säften bestehen würde.

b. Setzt man in dieselbe Formel $q = c_3$ ein, so ist

$$c_3^2 - 0{,}5 \, . \, c_3 - (c_2 - 0{,}5) = 0 \, .$$

Daraus

$$c_3 = \frac{1 \pm \sqrt{16\, c_2 - 7}}{4} \, .$$

Ist $c_2 = 1$, so ergiebt sich

$$c_3 = \frac{1 \pm \sqrt{16 - 7}}{4} = 1 \, ,$$

d. h. bei $q = 1$ sind auch $c_2 = c_3$, was bereits oben erhalten wurde. Die negative Wurzel kann nicht in Betracht gezogen werden, da sonst $c_3 = -\frac{1}{2}$.

Ist $c_2 = 0{,}5$, so ist

$$c_3 = \frac{1 \pm \sqrt{8 - 7}}{4}$$

und daraus

$$c'_3 = 0 \text{ und } c''_3 = \tfrac{1}{2} \, ,$$

d. h. wenn $c_2 = 0{,}5 = c_1$ oder, mit anderen Worten, wenn die specifischen Wärmen der Puppe und die ihres trockenen Körpers einander gleich sind, so ist die specifische Wärme der Säfte = Null, bezw. diese Säfte sind gar nicht vorhanden, da nach oben gesetztem $c'_3 = 0 = q$. Die zweite Auflösung, nämlich $c''_3 = \frac{1}{2}$, zeigt, dass bei $c_2 = \frac{1}{2} = c_1$ auch $c''_3 = \frac{1}{2} = q$, oder $q = c_1 = c_2 = c''_3 = \frac{1}{2}$, d. h. bei $q = \frac{1}{2}$ sind die specifischen Wärmen der Puppe, der Säfte und des trockenen Puppenkörpers unter einander gleich, was offenbar der Wirklichkeit widerspricht. Somit kann die zweite Auflösung nicht in Betracht gezogen werden, wie es übrigens auch aus der Formel

$$c_3 = \frac{c_2 - 0{,}5}{q} + 0{,}5$$

zu sehen ist, und zwar ist $c_2 = 0{,}5$, so ist

$$q \, . \, c_3 = 0{,}5 \, . \, q \, ,$$

daraus

$$c_3 = 0{,}5 \, \frac{q}{q} = 0{,}5 \, ,$$

d. h. bei beliebigen Werthen für q ist $c_3 = 0{,}5 = c_1$, was darauf hindeutet, dass die Säfte bei $c_2 = 0{,}5$ gar nicht vorhanden sind; sie müssen aber sonst vorhanden sein.

Wir kommen somit zu dem Schlusse, dass der minimale Werth für die specifische Wärme der Puppe 0,5 und der maximale 1,0 beträgt.

IV. Schmelzwärme der Puppensäfte.

Wird eine Puppe unter 0° abgekühlt, so erreicht sie eine niedere Temperatur (zuweilen bis — 10° und tiefer), ohne dabei zu gefrieren, weil ihre Säfte, wie ich gezeigt habe [2], Unterkältungserscheinungen aufweisen. Erst bei einer gewissen Unterkältungstemperatur (k_1), welche von der Abkühlungsgeschwindigkeit abhängt [3], steigt plötzlich die eigene niedere Temperatur der Puppe bis zu N (gewöhnlich — 1,5°), welchen Punkt ich mit dem Namen »normaler Erstarrungspunkt« der Insektensäfte bezeichnet habe.

Schon damals [2] beobachtete ich, dass ein Insekt nach dem Erreichen der Temperatur k_1 und dem darauf stattfindenden »Sprunge« dieser Temperatur bis auf N sich viel langsamer abkühlt als vor dem »Sprunge«. Diesen Umstand suchte ich damals dadurch zu erklären (p. 595), dass bei der Temperatur N die Säfte zu gefrieren beginnen, wobei zuerst ein Theil der Säfte, dann der zweite Theil etc. gefrieren, welche Theile verschiedene Gefrierpunkte besitzen. Und in der That zeigte Fig. 3 jener Abhandlung (p. 594) für Säfte von *Saturnia pyri* (Imago) das Vorhandensein von zwei verschiedenen Erstarrungspunkten (— 1,3° resp. — 1,6°). Ob es mehr solcher Punkte bei diesem Schmetterling giebt, wurde nicht weiter untersucht. Ähnliche Kurven für andere Schmetterlinge ergaben, dass, angefangen vom Punkt N (nach dem »Sprunge«) beim Fortschreiten des Gefrierens der Säfte keine scharfe Gefrierpunkte beobachtet werden, und dass der ganze Process demjenigen gleich kommt, welcher beim Gefrieren von Lösungen beobachtet wird.

Zur Bestimmung der Schmelzwärme der Puppensäfte ging ich von folgenden Betrachtungen aus:

Eine Puppe, welche im lebenden Zustande M g wiegt und deren Säfte $M - P = S$ g betragen (P bedeutet das Gewicht der bei 115° getrockneten Puppe), erleidet in einem kalten Luftbade von — T° einen »Sprung« ihrer eigenen Temperatur, welche darauf auf N steigt. Ihre Säfte beginnen dabei zu gefrieren und, wenn die Puppe hinreichend lange Zeit in demselben Bade zubringt, gefrieren schließlich diejenigen Säfte ganz, welche die niedrigste Gefriertemperatur — T° haben, während der übrige Theil der Säfte flüssig bleiben wird. Der erste Theil sei Q_1 g, der zweite Q_2 g, oder nach Obigem

$$S = Q_1 + Q_2 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \quad 6)$$

Wird diese bei — T° gefrorene Puppe in das Kalorimeter mit Wasser gebracht, so wird nach einer gewissen Zeit der stationäre

Temperaturzustand aller Theile stattfinden, wobei t_1 die gemeinschaftliche Temperatur sei.

Dabei wird die Puppe eine Reihe von Processen durchmachen, welche im Folgenden näher beschrieben sind:

a. Die gefrorene Saftmenge Q_1 wird schmelzen. Enthält der gefrorene Saft n Bestandtheile, deren jeder die Schmelzwärme w_1, w_2, w_3, ... w_n besitzt, während jeder Theil q_1, q_2, q_3, ... q_n g wiegt, so erhalten wir für die gesammte Schmelzwärme dieser Theile folgende Formel, angenommen, dass die Größen w_1, w_2 etc. eine arithmetische Progression bilden und $q_1 = q_2 = q_3 = \ldots q_n$:

$$q_1 w_1 + q_2 w_2 + \ldots + q_n w_n = q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2} \cdot n = Q_1 \frac{w_1 + w_n}{2} \ldots (a)$$

b. Diese n Bestandtheile werden nach ihrem Zerschmelzen sich erwärmen und zwar angefangen von $-T$ zuerst bis $-N$. Angenommen, dass jeder Bestandtheil sich um t_1, t_2, t_3, ... t_n erwärmt, wobei diese Temperaturen eine arithmetische Progression bilden, und angenommen, dass die mittlere specifische Wärme der Säfte c_3 sei, so erhalten wir die zum Erwärmen (von $-T$ bis $-N$) nöthigen Kalorien nach der Formel:

$$c_3 (t_1 q_1 + t_2 q_2 + \ldots + t_n q_n) = c_3 q_1 (t_1 + t_2 + \ldots + t_n) =$$
$$c_3 q_1 \cdot \frac{t_1 + t_n}{2} \cdot n$$

Nun ist aber $t_1 = T - N$ und $t_n = N - N = 0$, somit

$$c_3 q_1 \cdot \frac{t_1 + t_n}{2} \cdot n = c_3 q_1 n \cdot \frac{T - N}{2} = c_3 Q_1 \frac{T - N}{2} \ldots\ldots (b).$$

c. Der zweite Theil der Säfte, welcher bei $-T$ noch flüssig blieb und welcher nach Obigem Q_2 g oder nach der Formel 6

$$Q_2 = S - Q_1$$

g wiegt, erwärmt sich zunächst von $-T$ bis $-N$. Ist seine specifische Wärme c_3, so erhalten wir die zu diesem Erwärmen nöthigen Kalorien nach der Formel:

$$(S - Q_1)(T - N) c_3 \ldots\ldots\ldots\ldots (c).$$

d. Außer den Säften wird sich auch der Puppenkörper von $-T$ bis $-N$ erwärmen. Da sein Gewicht P g und seine specifische Wärme c_1 beträgt, so ist dazu folgende Wärmemenge nöthig:

$$P \cdot c_1 (T - N) \ldots\ldots\ldots\ldots (d).$$

e. Nachdem sich Alles bis auf N erwärmt hat, wird sich der

Puppenkörper sammt den Säften (also die lebende Puppe) von $-N$ bis t_1 erwärmen. Da die specifische Wärme der lebenden Puppe c_2 und ihr Gewicht M beträgt, so erhalten wir die dazu nöthige Wärmemenge nach der Formel:

$$M \,.\, c_2\,(N + t_1) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad \text{(e)}.$$

Entnehmen wir aus der Formel (A) die vom Wasser und Kalorimeter abgegebene Wärmemenge, so erhalten wir folgende Gleichung:

$$\underbrace{p^1\,(t_0 - t_1)}_{H_2O} + \underbrace{6{,}97 \,.\, 0{,}44 \,.\, (t_0 + t_1)}_{\text{Kalorimeter}} = \underbrace{Q_1\,\frac{w_1 + w_n}{2}}_{a} + \underbrace{c_3\,Q_1\,\frac{T - N}{2}}_{b} +$$
$$\underbrace{(S - Q_1)\,(T - N)\,c_3}_{c} + \underbrace{P\,c_1\,(T - N)}_{d} + \underbrace{M\,c_2\,(N + t_1)}_{e},$$

oder nach der Vereinfachung bei (b) mit (c)

$$(t_0 - t_1)\,(p^1 + 3{,}067) = Q_1\,\frac{w_1 + w_n}{2} + c_3\,(T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) +$$
$$Pc_1\,(T - N) + Mc_2\,(N + t_1) \quad \ldots\ldots\ldots \quad \text{(B)}.$$

Zum besseren Operiren mit dieser Gleichung, setzen wir:

$$Q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2} = y_1 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad \text{(a)}$$

und

$$c_3\,(T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) = y \quad \ldots\ldots\ldots \quad (\text{a}_1)$$

Wir erhalten schließlich

$$(t_0 - t_1)\,(p^1 + 3{,}067) = y_1 + y + \overbrace{\underbrace{Pc_1\,(T - N)}_{\text{trockene Puppe}}}^{d} + \overbrace{\underbrace{Mc_2(N + t_1)}_{\text{lebende Puppe über } N.}}^{e} \quad \ldots \quad \text{(D)}$$

Um diese Formel zu prüfen, nehmen wir an, dass die Puppe längere Zeit bei 0,0° verblieb und darauf ins Kalorimeter gebracht wurde. In diesem Falle ist $T = 0$ und $N = 0$; außerdem, da die Säfte gar nicht zum Gefrieren kommen können, ist auch $y_1 = 0$. Es ist leicht zu zeigen, dass auch $y = 0$, und zwar:

Nach Obigem:

$$y = c_3\,(T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right)$$

oder

$$y = c_3\,(0 - 0)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right)$$

folglich $y = 0$.

Die Formel D verwandelt sich somit in

$$(t_0 - t_1)\,(p^1 + 3{,}067) = 0 + 0 + Pc_1\,(0) + Mc_2\,(O + t_1)$$

oder $$(t_0 - t_1)(p^1 + 3{,}067) = Mc_2 t_1,$$

d. h. sie ist in diesem Falle, wie es auch sein muss, identisch mit der Formel (A).

Zur Bestimmung der mittleren Schmelzwärme der Puppensäfte habe ich folgende Versuche angestellt:

Versuch Nr. 18. 26. V. 1900. Die Puppe, deren $M = 1{,}805$ g, $P = 0{,}400$ g, $S = 1{,}405$ g und $q = 0{,}78$ betrugen, wurde um $9^h 55'$ der Einwirkung der Temperatur von -21° ausgesetzt. Um $12^h 30'$, als die Temperatur des Luftbades $-19{,}0^{\circ}$ betrug, wurde die Puppe ins Kalorimeter hineingeworfen. Dabei betrugen: $t_0 = 17{,}1$, $t_1 = 12{,}85$, $T = -19{,}0$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet), $p^1 = 28{,}93$; es wurde angenommen, dass $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}82$, $c_3 = 0{,}94$ ist (aus dem Versuche Nr. 6).

Setzt man diese Werthe in die Formel D, so erhält man

$$y + y_1 = 111{,}248.$$

Da die Puppe bei niederer Temperatur $2^1/_2$ Stunden verblieb, und diese Temperatur im Anfang -21° und zuletzt -19° betrug, so kann man vermuthen, dass alle Säfte in der Puppe fest wurden. Somit wäre dann $Q_1 = S$; wir erhalten aus der Formel b

$$y = 11{,}548,$$

woraus

$$y_1 = 111{,}248 - 11{,}548 = 99{,}700.$$

Da aber nach der Formel a

$$y_1 = Q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2},$$

so ist

$$\frac{w_1 + w_n}{2} = 70{,}9,$$

d. h. die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte von *Deilephila euphorbiae* betrug am 26. V. **70,9** Kalorien.

Versuch Nr. 19 (8. VI. 1900). Die Puppe, deren $M = 2{,}405$, $P = 0{,}685$, $S = 1{,}720$, $q = 0{,}71$ betrugen, wurde um $11^h 00'$ der Einwirkung der Temperatur von $-19{,}5^{\circ}$ ausgesetzt. Um $2^h 00'$, als die Temperatur des Luftbades $-18{,}0^{\circ}$ betrug, wurde die Puppe ins Kalorimeter gebracht. Dabei waren: $t_0 = 21{,}3$, $t_1 = 13{,}1$, $T = -18{,}0$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet), $p^1 = 27{,}15$; es wurde angenommen, dass $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}82$, $c_3 = 0{,}94$ ist.

Aus der Formel D erhält man

$$y + y_1 = 142{,}52.$$

Setzt man $Q_1 = S$, so ergiebt sich

$$y = 13{,}339$$

und

$$y_1 = 129{,}181.$$

Daraus

$$\frac{w_1 + w_n}{2} = 75{,}1 \text{ Kalorien.}$$

Versuch Nr. 20. 12. IV. 1900. Die Puppe, deren $M = 1{,}785$, $P = 0{,}485$, $S = 1{,}300$, $q = 0{,}73$ betrugen, wurde um $10^h 00'$ der Einwirkung niederer Temperatur ausgesetzt, welche um $2^h 00'$ $-8{,}3^\circ$ betrug; darauf wurde die Puppe in die Temperatur von $-16{,}0^\circ$ gebracht und um $4^h 00'$ ins Kalorimeter geworfen. Dabei betrugen: $t_0 = 11{,}0$, $t_1 = 6{,}5$, $T = -16{,}0$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet), $p^1 = 23{,}113$; es wurde angenommen, dass $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}93$ und $c_3 = 1{,}08$ sind (aus dem Versuche Nr. 2).

Die Formel D ergiebt

$$y + y_1 = 101{,}000.$$

Setzt man $Q_1 = S$, so ist

$$y = 10{,}179$$

und

$$y_1 = 91{,}178.$$

Daraus

$$\frac{w_1 + w_n}{2} = 70{,}1 \text{ Kalorien.}$$

Schon aus diesen drei Versuchen ist ersichtlich, dass die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte nicht weniger als 70 Kalorien beträgt; im Versuche Nr. 19 stieg dieselbe sogar auf 75,1 Kalorien.

Würden die Puppensäfte nur aus reinem Wasser bestehen, so würde ihre Schmelzwärme = 80 Kalorien sein. Da aber die Säfte verschiedene Salze und Eiweißstoffe in aufgelöstem Zustande enthalten, so muss ihre Schmelzwärme weniger als 80 Kalorien betragen. So fand z. B. O. Petterson [15], dass Meerwasser, welches 3,535 % feste Substanzen enthält, Schmelzwärme = 54 Kalorien hat. Er fand auch [16], dass 1 % NaCl die latente Wärme des Wassers um beinahe 12 % herabsetzt, und dass die latente Schmelzwärme der Flüssigkeiten viel empfindlicher gegen Verunreinigungen ist als deren Schmelzpunkt.

Da nun beim Ausfrieren des Wassers aus einer Lösung die Mutterlauge immer dichter und dichter wird, so folgert daraus, dass die Schmelzwärme der Säfte, welche im Anfang des Gefrierens fest werden, größer ist (vielleicht sogar 80 Kalorien) als derjenigen, welche zuletzt gefrieren. Setzt man in die Formel

$$\frac{w_1 + w_n}{2} = w$$

$w_n = 80$ Kalorien und aus dem Versuche Nr. 19 $w = 75$ Kalorien, so ist $w_1 = 70$ Kalorien, d. h. die Schmelzwärme der ganz zuletzt gefrierenden Säfte betrüge 70 Kalorien, wenn aus den Säften zuerst reines Wasser ausfrieren würde. Dieser Werth ist allerdings nur annähernd richtig, und zwar wegen der im Anfang dieses Abschnittes erwähnten Annahmen.

V. Die Menge der gefrorenen Säfte.

Diese Menge hängt offenbar von drei Hauptumständen ab: a) von der Zeit, während welcher die Puppe der Einwirkung niederer Temperatur ausgesetzt wird, b) von der Temperatur, welcher die Puppe ausgesetzt wird, und c) vom Säftekoefficient. Es sind allerdings noch andere Umstände vorhanden, welche auf die Menge der gefrorenen Säfte einen gewissen Einfluss ausüben, wie z. B. die verschiedene Zusammensetzung der Säfte, der erste Erstarrungspunkt (N) etc., aber sie spielen nur eine untergeordnete Rolle.

Wir wollen diese drei Umstände der Reihe nach betrachten, wobei bemerkt sei, dass die Werthe, welche durch weiter unten angeführte Berechnungen erhalten wurden, nicht absolut richtig sind, wie wir es im Kapitel B sehen werden; dieselben erlauben jedoch gewisse allgemeine Schlüsse.

a. Abhängigkeit von der Zeit.

I. Versuchsserie: Die Puppen wurden am 26. V. 1900 um $10^h 00'$ in einzelne Reagenzgläser gebracht und in die Kältemischung von $-4{,}8^\circ$ gestellt. Nach gewissen Zeitintervallen wurden einzelne Puppen kalorimetrisch untersucht, wobei die Formel D angewendet wurde.

Versuch 21. Die Puppe blieb im kalten Bade 25 Minuten. Dabei betrugen: $t_0 = 16{,}4$, $t_1 = 15{,}3$, $T = -4{,}8$, $p^1 = 28{,}68$, $M = 2{,}150$, $P = 0{,}470$, $S = 1{,}680$, $q = 0{,}78$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Es wurde angenommen: $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}80$, $c_3 = 0{,}89$ (als Mittel aus dem 4., 5. und 6. Versuche von gleichem Datum).

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 + y = 6{,}931\,.$$

Diese Größe ist so klein im Verhältnis zu der, welche für $y_1 + y$ im 18., 19. und 20. Versuche gefunden wurde (über 100), dass man

vermuthen kann, die Säfte begannen gar nicht zu gefrieren, d. h. dass $Q_1 = 0$ sei.

Setzt man $Q_1 = 0$ in der Formel b, so ist

$$y = 4{,}934$$

und

$$y_1 = 1{,}997,$$

während y_1 aus der Formel a bei $Q_1 = 0$ auch gleich Null ist. Somit müssen wir den Betrag 1,997 für y_1 als einen Versuchsfehler betrachten, welcher theilweise in der individuellen Verschiedenheit der Größen c_2 und c_3 liegt, wie aus folgender Berechnung zu ersehen ist:

Setzt man $Q_1 = 0$, $y_1 = 0$, $c_1 = 0{,}50$ und $c_2 = 0{,}80$, so erhält man aus der Formel D für y den Werth 5,251 und aus der Formel b

$$5{,}251 = (T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) c_3$$

$$c_3 = 0{,}94.$$

Wir haben aber in der obigen Rechnung $c_3 = 0{,}89$ angenommen.

Weitere Versuche mit Puppen, welche im oben erwähnten kalten Luftbade ($T = -4{,}8°$) 50, 95, 140 und 255 Minuten verblieben, ergaben ähnliche Resultate: die Puppensäfte begannen gar nicht zu gefrieren.

II. Versuchsserie: Die Puppen wurden am 25. V. 1900 um $6^h 00'$ in die Temperatur von $-19{,}0°$ gebracht und ergaben folgende Resultate:

Versuch Nr. 22. Die Puppe blieb in kaltem Bade 30 Minuten. Dabei betrugen: $t_0 = 11{,}7$, $t_1 = 8{,}0$, $T = -19{,}0$, $p^1 = 27{,}13$, $M = 2{,}045$, $P = 0{,}490$, $S = 1{,}555$, $q = 0{,}76$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Es wurde angenommen: $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}80$, $c_3 = 0{,}89$.

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 + y = 91{,}900.$$

Durch Kombination von a und b erhalten wir

$$y_1 + y = Q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2} + c_3 (T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) = 91{,}900.$$

Setzen wir $\frac{w_1 + w_n}{2} = 75$, was aus der weiter oben angeführten Rechnung hervorgeht, so erhalten wir

$$Q_1 = 1{,}007 \text{ g},$$

d. h. vom Gesammtsafte ($S = 1{,}555$) sind 1,007 g gefroren und 0,548 g noch flüssig geblieben, oder in Procenten ausgedrückt

$$Q_1 = 65\,\%.$$

Versuch Nr. 23. Die Puppe verblieb bei — 19,0° 60 Minuten. Dabei waren: $t_0 = 15{,}35$, $t_1 = 10{,}35$, $T = -19$, $p^1 = 28{,}89$, $M = 2{,}525$, $P = 0{,}605$, $S = 1{,}920$, $q = 0{,}76$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Die Werthe für c_1, c_2 und c_3 wie im Versuche Nr. 22.

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 + y = 130{,}554$$

oder

$$Q_1 \,.\, 75 + c_3\,(T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) = 130{,}554\,.$$

Daraus

$$Q_1 = 1{,}497 \text{ g oder } 78\,\%.$$

Versuch Nr. 24. Die Puppe verblieb in kaltem Bade 90 Minuten. Dabei waren: $t_0 = 15{,}5$, $t_1 = 9{,}8$, $T = -18{,}5$, $p^1 = 28{,}02$, $M = 2{,}730$, $P = 0{,}705$, $S = 2{,}025$, $q = 0{,}74$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). c_1, c_2 und c_3 sind dieselben wie in Versuch 22.

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 + y = 146{,}525.$$

Daraus

$$Q_1 = 1{,}718 \text{ g oder } 85\,\%.$$

Aus diesen drei Versuchen (II. Serie) geht hervor, dass die Menge der gefrorenen Säfte desto größer war, je längere Zeit (Z) die Puppe bei — 19° verblieb, und zwar:

Nach	30 Minuten	$Q = 65\,\%$
»	60 »	$Q = 78\,\%$
»	90 »	$Q = 85\,\%$.

Somit gefriert die Puppe von *Deilephila euphorbiae* bei — 19° nicht einmal nach $1^1/_2$ Stunden ganz, sondern besitzt noch 15 % flüssige Säfte.

III. Versuchsserie: Die Puppen wurden am 26. V. in Reagenzgläser der Einwirkung der Temperatur von — 21° ausgesetzt und ergaben folgende Resultate:

Versuch Nr. 25. Die Puppe verblieb im Bade $Z = 20$ Minuten. Dabei betrugen: $t_0 = 16{,}1$, $t_1 = 12{,}5$, $T = -21{,}0$, $p^1 = 28{,}115$, $M = 2{,}200$, $P = 0{,}585$, $S = 1{,}615$, $q = 0{,}74$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). c_1, c_2 und c_3 wie im 21. Versuche.

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 + y = 81{,}911$$

und aus den Formeln a und b

$$Q_1 = 0{,}788 \text{ g oder } 49\,\%.$$

Versuch Nr. 26. $Z = 35$ Minuten. $t_0 = 16{,}0$, $t_1 = 12{,}1$, $T = -21{,}0$, $p^1 = 28{,}55$, $M = 1{,}750$, $P = 0{,}382$, $S = 1{,}368$, $q = 0{,}80$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Das Übrige wie im 21. Versuche.

Daraus

$$y_1 + y = 100{,}542$$

und $$Q_1 = 1{,}124 \text{ g oder } 82\,\%.$$

Versuch Nr. 27. $Z = 50$ Minuten. $t_0 = 13{,}4$, $t_1 = 8{,}7$, $T = -21{,}0$, $p^1 = 28{,}42$, $M = 2{,}390$, $P = 0{,}590$, $S = 1{,}800$, $q = 0{,}76$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Das Übrige wie im 21. Versuche.
Daraus

$$y_1 + y = 122{,}735$$

und $$Q_1 = 1{,}339 \text{ g oder } 74\,\%.$$

Versuch Nr. 28. $Z = 65$ Minuten. $t_0 = 16{,}0$, $t_1 = 12{,}0$, $T = -21{,}0$, $M = 1{,}855$, $P = 0{,}392$, $S = 1{,}463$, $q = 0{,}79$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Die übrigen Werthe wie im 21. Versuche.

Daraus

$$y_1 + y = 111{,}852$$

und $$Q_1 = 1{,}265 \text{ g oder } 87\,\%.$$

Versuch Nr. 29. $Z = 95$ Minuten. $t_0 = 14{,}9$, $t_1 = 11{,}2$, $T = -20{,}5$, $M = 1{,}883$, $P = 0{,}495$, $S = 1{,}388$, $q = 0{,}74$, $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet). Die übrigen Werthe wie im 21. Versuche.

Daraus

$$y^1 + y = 101{,}105$$

und $$Q_1 = 1{,}168 \text{ g oder } 84\,\%.$$

Versuch Nr. 30. $Z = 155$ Minuten. Die übrigen Werthe wie im 18. Versuche.

Daraus

$$y_1 + y = 111{,}248$$

und $$Q_1 = 1{,}329 \text{ g oder } 94\,\%.$$

Stellen wir die erhaltenen Resultate dieser III. Versuchsserie zusammen:

Nr. des Versuches	Z bei ca. $-20°$	M	S	Q_1	
				g	%
25	20′	2,200	1,615	0,788	49
22	30	2,045	1,555	1,007	65
26	35	1,750	1,368	1,124	82
27	50	2,390	1,800	1,339	74
23	60	2,525	1,920	1,497	78
28	65	1,855	1,463	1,265	87
24	90	2,730	2.025	1,718	85
29	95	1,883	1,388	1,168	84
30	155	1,805	1,405	1,329	94

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass die gefrorene Menge der Puppensäfte im Allgemeinen mit der Zunahme von Z zunimmt, erreicht aber 100% nicht einmal nach $2\frac{1}{2}$ Stunden, wenn auch die flüssig gebliebenen Säfte nach dieser Zeit nur 6% betragen. Diese Zunahme geschieht jedoch nicht regelmäßig: während der ersten 35 Minuten ist sie sehr bedeutend (82%), nachher aber gefrieren die Säfte äußerst langsam.

Die beobachteten Unregelmäßigkeiten hängen, wie es scheint, von der Größe M resp. S ab, und zwar gefrieren bei einer größeren Puppe die Säfte langsamer als bei einer kleineren; besonders bedeutend ist dieser Einfluss bei der Puppe Nr. 27, bei welcher sowohl M wie auch S die größten Werthe unter allen hier untersuchten Puppen haben. Doch müssen hier noch andere Faktoren im Spiel sein, wie es die Puppen Nr. 28 und Nr. 29 zeigen, bei welchen die ausgesprochene Regel nicht beobachtet wird.

b. Abhängigkeit von der Temperatur.

Es ist zu erwarten, dass die gefrorene Saftmenge um so größer wird, je niedriger die Temperatur ist, deren Einwirkung die zu untersuchende Puppe ausgesetzt wird, vorausgesetzt, dass die Expositionszeit dieselbe bleibt, oder sonst sehr bedeutend ist.

Folgende Versuche bestätigen diese Vermuthung.

Versuch Nr. 31. 12. IV. 1900. Die Puppe befand sich von 10^h bis 2^h bei Endtemperatur $= - 8{,}3^\circ$, worauf sie in ein anderes Bad von $- 8{,}4^\circ$ gebracht wurde und dort bis $4^h\,45'$ verblieb. Dabei waren: $t_0 = 12{,}1$, $t_1 = 6{,}3$, $T = - 8{,}4$, $p^1 = 22{,}10$, $M = 2{,}522$, $P = 0{,}358$, $S = 2{,}164$, $q = 0{,}86$, $N = - 1{,}5$ (nicht beobachtet). Dabei wurde angenommen, dass $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}93$ und $c_3 = 1{,}08$ sind (Mittel aus den Versuchen Nr. 1, 2, 3).

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 + y + 120{,}212$$

und wenn

$$\frac{w_1 + w_n}{2} = 75 \text{ ist}$$

$$Q_1 = 1{,}460 \text{ g oder } 68\%.$$

Der Umstand, dass in diesem Versuche die Puppensäfte sogar nach $6\frac{3}{4}$ Stunden nur zu 68% gefroren, lässt vermuthen, dass auch nach noch längerer Zeit die gefrorene Saftmenge nicht zunehmen wird; mit anderen Worten, bei $- 8{,}4^\circ$ gefrieren nur diejenigen Theile der Säfte, welche ihre Schmelz- resp. Erstarrungspunkte zwischen N

und — 8,4° haben, der übrige Theil der Säfte (also in diesem Falle 32%) muss niedrigere Erstarrungspunkte als — 8,4° besitzen, wie wir es bei der Ableitung der Formel (D) theoretisch auch angenommen haben.

Wenn diese Vermuthung richtig ist, dann müssen die Puppensäfte, welche z. B. bei — 10° gefroren, wieder theilweise schmelzen, sobald diese Puppe aus — 10° z. B. in — 5° gebracht wird.

Um diese Schlussfolgerungen zu prüfen, stellte ich folgende Versuche an:

Die Puppen wurden am 13. IV. 1900 von 10h 30′ bis 2h 15′ in einem kalten Luftbade gehalten und bei der Endtemperatur von — 8° in andere nicht so kalte Bäder gebracht, wo sie verschiedene Zeit (Z_1) verbrachten, bis sie kalorimetrisch untersucht wurden. Bei der Rechnung wurde $c_1 = 0{,}50$, $c_2 = 0{,}93$, $c_3 = 1{,}08$ und $N = -1{,}0°$ gesetzt.

Versuch Nr. 32. $Z_1 = 55$ Minuten. $t_0 = 14{,}1$, $t_1 = 8{,}8$, $T = -$ **6,3**, $p^1 = 21{,}99$, $M = 2{,}310$, $P = 0{,}545$, $S = 1{,}765$, $q = 0{,}77$.

Aus der Formel D ergiebt sich

$$y_1 = y = 110{,}305$$

und $$Q_1 = 1{,}389 \text{ g oder } 78\,\%.$$

Versuch Nr. 33. $Z_1 = 240$ Minuten. $t_0 = 10{,}8$, $t_1 = 6{,}6$, $T = -$ **4,9**, $p^1 = 20{,}953$, $M = 1{,}980$, $P = 0{,}443$, $S = 1{,}537$, $q = 0{,}77$.

Daraus

$$y_1 + y = 86{,}028$$

und $$Q_1 = 1{,}091 \text{ g oder } 71\,\%.$$

Versuch Nr. 34. $Z_1 = 80$ Minuten. $t_0 = 13{,}3$, $t_1 = 8{,}6$, $T = -$ **4,3**, $p^1 = 21{,}450$, $M = 2{,}160$, $P = 0{,}510$, $S = 1{,}650$, $q = 0{,}76$.

Daraus

$$y_1 + y = 95{,}105$$

und $$Q_1 = 1{,}218 \text{ g oder } 74\,\%.$$

Versuch Nr. 35. $Z_1 = 155$ Minuten. $t_0 = 12{,}5$, $t_1 = 8{,}2$, $T = -$ **2,7**, $p^1 = 21{,}08$, $M = 2{,}015$, $P = 0{,}450$, $S = 1{,}565$, $q = 0{,}77$.

Daraus

$$y_1 + y = 96{,}210$$

und $$Q_1 = 1{,}233 \text{ g oder } 79\,\%.$$

Versuch Nr. 36. $Z_1 = 195$ Minuten. $t_6 = 14{,}1$, $t_1 = 10{,}9$, $T = -$ **1,1**, $p^1 = 21{,}22$, $M = 1{,}655$, $P = 0{,}392$, $S = 1{,}263$, $q = 0{,}76$.

Daraus

$$y_1 + y = 59{,}383$$

und $$Q_1 = 0{,}790 \text{ g oder } 63\,\%.$$

Folgende Tabelle enthält die erhaltenen Resultate dieser Versuchsserie:

Nr. des Versuches	Z	bei T Z_1	T	Q_1		M	S
				g	%		
32	Zuerst waren alle Puppen Z = 225 Min. bei — 8°	55′	— 6,3	1,389	78	2,310	1,765
33		240	— 4,9	1,091	71	1,980	1,537
34		80	— 4,3	1,218	74	2,160	1,650
35		155	— 2,7	1,233	79	2,015	1,565
36		195	— 1,1	0,790	63	1,655	1,263

Wie diese Tabelle zeigt, existirt keine regelmäßige Beziehung zwischen Q_1 und T, obwohl, wenn man nur die Versuche Nr. 32, 34 und 35 in Betracht zieht, eine Abnahme von Q_1 mit der Abnahme der Kälte (T) beobachtet wird.

Der Grund dieser Unregelmäßigkeit kann in verschiedenen Umständen liegen. Einmal kann die Größe M resp. S die Resultate beeinflussen, wie bereits oben erwähnt wurde. Es kann aber auch sein, dass die Zeit Z_1 nicht genügend lang ist, um die Puppensäfte, welche bei — 8° gefroren, auf die entsprechende Temperatur T zu bringen und somit ihren gewissen Theil zu schmelzen.

Um den letzten Umstand zu prüfen, habe ich die bei niederer Temperatur gefrorenen Puppen in die Temperatur von 0,0° gebracht, wo sie verschieden lange Zeit (Z_1) verblieben. Erhalten wir für solche Puppen nach der Formel (A) für c_2 einen Werth, welcher aus Versuchen Nr. 1, 2, 3, 4, 5 und 6 hervorgeht, so sind wir dann sicher, dass die Puppe nach dem Verbringen aus niederer Temperatur in die Temperatur von 0,0° diese letztere angenommen hat.

Versuch Nr. 37. 12. IV. 1900. Die Puppe verblieb 4 Stunden im Luftbade mit der Endtemperatur von — 8,3° und wurde in die Temperatur von 0,0° gebracht, wo sie 2½ Stunden blieb. Dabei betrugen: $t_0 = 13{,}3$, $t_1 = 12{,}4$, $M = 2{,}075$, $P = 0{,}348$, $S = 1{,}727$, $q = 0{,}83$, $p^1 = 21{,}70$.

Nach der Formel A ergiebt sich die specifische Wärme der lebenden Puppe

$$c_2 = 0{,}87$$

und nach der Formel 5

$$c_3 = 0{,}95.$$

Versuch Nr. 38. 25. V. 1900. Die Puppe verbrachte 3½ Stunden in — 16° und dann in 0,0° 65 Minuten. Dabei waren: $t_0 = 14{,}65$, $t_1 = 10{,}9$, $M = 2{,}867$, $P = 0{,}685$, $S = 2{,}182$, $q = 0{,}76$, $p^1 = 27{,}21$.

Nach der Formel A ergiebt sich

$$c_2 = 3,63.$$

Versuch Nr. 39. 25. V. 1900. Die Puppe verbrachte $3^1/_2$ Stunden in — 16° und dann 55 Minuten in 0,0°. Dabei betrugen: $t_0 = 15,0$, $t_1 = 14,15$, $M = 2,230$, $P = 0,610$, $S = 1,620$, $q = 0,73$, $p^1 = 27,405$.

Nach der Formel A ergiebt sich

$$c_2 = 0,82$$

und nach der Formel 5

$$c_3 = 0,94.$$

Aus den Versuchen Nr. 37 und 39 ist ersichtlich, dass sowohl c_2 wie auch c_3 die Werthe der Versuche Nr. 1, 2, 3, 4, 5 und 6 nicht überschreiten, während Nr. 38 einen außerordentlich großen Werth (3,65) für c_2 aufweist. Daraus folgt, dass die Puppen Nr. 37 und 39 die Temperatur von 0,0° angenommen hatten, während die Puppe Nr. 38 in 0,0° noch nicht vollständig aufgethaut war.

Wir haben somit folgende Tabelle:

Nr. des Versuches	M	S	$3^1/_2$ Stunden bei	Darauf in 0,0°	Bemerkungen
37	2,075	1,727	— 8,3°	150 Min.	thaute vollständig auf.
39	2,230	1,620	— 16°	55 »	» » »
38	2,867	2,182	— 16°	65 »	thaute nicht vollständig auf.

Daraus folgt, dass wenn die Puppe nicht schwerer ist als 2,23 g, sie nach ca. 1 Stunde in 0,0° auch dann vollständig aufthaut, wenn sie vorher $3^1/_2$ Stunden bei der Temperatur von — 16° verbrachte; für schwerere Puppen (Nr. 38) ist die zum Schmelzen nöthige Zeit etwas länger als eine Stunde.

Nachdem ich nun sicher geworden war, dass die bei — 16° gefrorenen Puppen 0° im entsprechenden Luftbade bereits nach 1—$1^1/_2$ Stunde und folglich eine unter 0° liegende Temperatur noch schneller erreichen, brachte ich die zur Bestimmung der gefrorenen Saftmenge gewählten Puppen in ein Luftbad (Endtemperatur ca. — 10°), wo sie 4 Stunden sich befanden; darauf ließ ich sie Z_1 Minuten bei $T°$ liegen und nahm erst dann kalorimetrische Messungen vor. Zur Berechnung von Q_1 diente die Formel D, wobei angenommen wurde, dass $c_1 = 0,50$, $c_2 = 0,93$ und $c_3 = 1,08$ sind,

da diese Versuche am 25. IV. angestellt wurden. $N = -1{,}5$ (nicht beobachtet).

Versuch Nr. 40. $Z_1 = 120$ Minuten, $t_0 = 13{,}8$, $t_1 = 9{,}4$, $p^1 = 23{,}19$, $T = -$ **2,0**, $M = 2{,}545$, $P = 0{,}640$, $S = 1{,}905$, $q = 0{,}75$. Daraus

$$y_1 + y = 89{,}573.$$

Setzt man $\frac{w_1 + w_n}{2} = 75$, so ergiebt sich

$$Q_1 = 1{,}185 \text{ g oder } 62\,\%.$$

Versuch Nr. 41. $Z_1 = 160$ Minuten, $t_0 = 12{,}9$, $t_1 = 8{,}9$, $p^1 = 22{,}70$, $T = -$ **2,0**, $M = 2{,}135$, $P = 0{,}585$, $S = 1{,}550$, $q = 0{,}73$. Daraus

$$y + y_1 = 82{,}272$$

und $$Q_1 = 1{,}090 \text{ g oder } 70\,\%.$$

Versuch Nr. 42. $Z_1 = 140$ Minuten, $t_0 = 12{,}5$, $t_1 = 7{,}0$, $p^1 = 23{,}01$, $T = -$ **3,0**, $M = 2{,}687$, $P = 0{,}621$, $S = 2{,}066$, $q = 0{,}77$. Daraus

$$y + y_1 = 121{,}715$$

und $$Q_1 = 1{,}595 \text{ g oder } 77\,\%.$$

Versuch Nr. 43. $Z_1 = 100$ Minuten, $t_0 = 15{,}5$, $t_1 = 11{,}0$, $p^1 = 23{,}36$, $T = -$ **3,1**, $M = 2{,}022$, $P = 0{,}525$, $S = 1{,}497$, $q = 0{,}74$. Daraus

$$y + y_1 = 94{,}996$$

und $$Q_1 = 1{,}247 \text{ g oder } 84\,\%.$$

Versuch Nr. 44. $Z_1 = 80$ Minuten, $t_0 = 12{,}6$, $t_1 = 7{,}0$, $p^1 = 24{,}29$, $T = -$ **7,5**, $M = 2{,}598$, $P = 0{,}637$, $S = 1{,}961$, $q = 0{,}76$. Daraus

$$y + y_1 = 131{,}542$$

und $$Q_1 = 1{,}656 \text{ g oder } 84\,\%.$$

Versuch Nr. 45. $Z_1 = 150$ Minuten, $t_0 = 12{,}3$, $t_1 = 8{,}3$, $p^1 = 21{,}95$, $T = -$ **1,1**, $M = 2{,}595$, $P = 0{,}541$, $S = 2{,}054$, $q = 0{,}79$; N ist hier $= -1{,}0$ gesetzt worden. Daraus

$$y + y_1 = 77{,}356$$

und $$Q_1 = 1{,}029 \text{ g oder } 50\,\%.$$

Versuch Nr. 46. $Z_1 = 105$ Minuten, $t_0 = 10{,}2$, $t_1 = 6{,}1$, $p^1 = 22{,}95$, $T = -$ **12,3**, $M = 1{,}790$, $P = 0{,}558$, $S = 1{,}232$, $q = 0{,}69$. Daraus

$$y + y_1 = 91{,}005$$

und $$Q_1 = 1{,}108 \text{ g oder } 89\,\%.$$

Zieht man noch andere, früher angeführte Versuche in Betracht, so erhält man (bei $\frac{w_1 + w_n}{2} = 75$):

Aus dem Versuche Nr. 20: $Q_1 = 1{,}200$ g oder 92%
» » » » 19: $Q_1 = 1{,}720$ » » 100 »
» » » » 30: $Q_1 = 1{,}329$ » » 94 »
» » » » 31: $Q_1 = 1{,}460$ » » 68 »

Um eine klarere Übersicht der erhaltenen Resultate zu bekommen, stellen wir sie zusammen, wobei die Werthe für T nach der aufsteigenden Reihenfolge geordnet sind. Die Bemerkungen bedeuten:

»aufth.«, die Puppe nach dem Aufthauen, d. h. dass sie zuerst bei einer gewissen Temperatur T', welche tiefer war als T, gefror und dann bei T theilweise aufthaute.

»gefr.«, die Puppe nach dem Gefrieren, d. h. dass sie zuerst bei T', welche höher als T war, sich befand und dann bei T noch mehr gefror.

»konst.«, die Puppe befand sich von Anfang an bei konstanter Temperatur.

Nr. des Versuches	T	Q_1		Z_1	M	S	q	Datum	Bemerkung
		g	%						
45	—1,1	1,029	50	150	2,595	2,054	0,79	12. IV.	aufth.
36	—1,1	0,790	63	195	1,655	1,263	0,76	13. IV.	aufth.
40	—2,0	1,185	62	120	2,545	1,905	0,75	25. IV.	aufth.
41	—2,0	1,090	70	160	2,135	1,550	0,73	25. IV.	aufth.
35	—2,7	1,233	79	155	2,015	1,565	0,77	13. IV.	aufth.
42	—3,0	1,595	77	140	2,687	2,066	0,77	25. IV.	aufth.
43	—3,1	1,247	84	100	2,022	1,497	0,74	25. IV.	aufth.
34	—4,3	1,218	74	80	2,160	1,650	0,76	13. IV.	aufth.
33	—4,9	1,091	71	240	1,980	1,537	0,77	13. IV.	aufth.
32	—6,3	1,389	78	55	2,310	1,765	0,77	13. IV.	aufth.
44	—7,5	1,656	84	80	2,598	1,961	0,76	25. IV.	aufth.
31	—8,4	1,460	68	130	2,522	2,164	0,86	12. IV.	konst.
46	—12,3	1,108	89	105	1,790	1,232	0,69	12. IV.	gefr.
20	—16,0	1,200	92	85	1,785	1,300	0,73	12. IV.	gefr.
19	—18,0	1,720	100	180	2,405	1,720	0,71	8. VI.	konst.
30	—19,0	1,329	94	155	1,805	1,405	0,78	26. V.	konst.

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass die Hälfte der Puppensäfte bereits bei — 1,1° gefriert, angenommen, dass die Zeit lang genug ist, um dieses Gefrieren zu bewirken, wie es im Abschnitte Va erwähnt wurde. Die andere Hälfte gefriert aber sehr schwer und von ca. — 3° an nimmt die gefrorene Saftmenge mit der Temperaturerniedrigung (T) sehr langsam zu.

Es kommen dabei starke Schwankungen der Größe Q_1 vor (in % ausgedrückt), welche durch Beobachtungsfehler nicht erklärt werden können, da sie bis zu 26 % betragen, wie z. B. bei Nr. 45 und 36.

Die Hauptursache dieser Schwankungen scheint der Säftekoefficient (q) zu sein, wie wir im folgenden Abschnitte sehen werden.

c. Abhängigkeit vom Säftekoefficient.

Dass die Änderung der gefrorenen Saftmenge (bei einer bestimmten Temperatur) vermuthlich vom Säftekoefficient abhängt, liegt auf der Hand, da die Zusammensetzung der Säfte mit der Änderung der Größe q sich auch ändert, wie ich es bereits 1899 gezeigt habe [2]. Damals fand ich, dass der Punkt N, bei welchem die Säfte zu erstarren beginnen, vom Säftekoefficienten abhängig ist, und zwar ist die Temperatur $-N$ desto höher, je größer q ist.

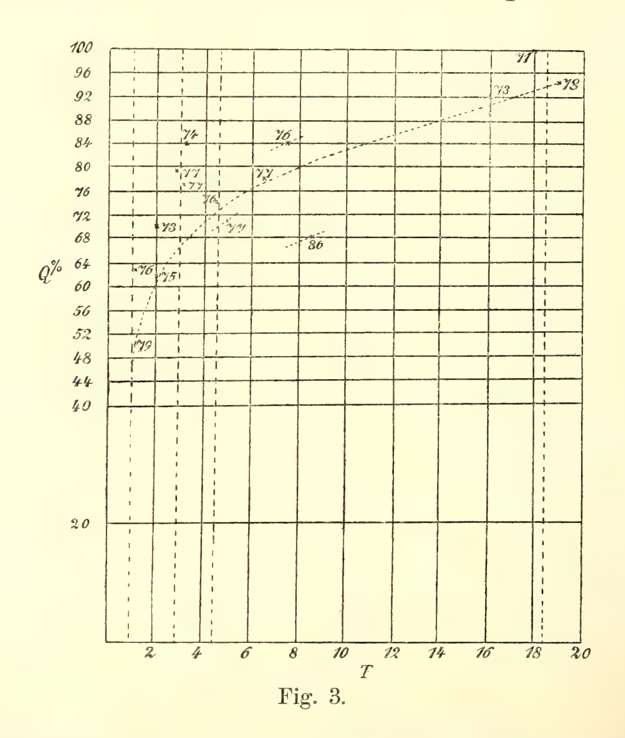


Fig. 3.

Diese Vermuthung bestätigt sich durch die Thatsachen der oben angeführten Tabelle und zwar:

Die Versuche Nr. 45 und 36 wurden bei einer und derselben $T = -1{,}1$ angestellt; es ergiebt sich jedoch, dass im ersten Falle $Q_1 = 50\,\%$ und im zweiten $Q_1 = 63\,\%$ ist. Da q im ersten und im

zweiten Falle 0,79 resp. 0,76 betragen, so geht daraus hervor, dass Q_1 mit der Abnahme von q zunimmt.

Die Versuche Nr. 40 und 41 wurden auch bei einer und derselben Temperatur $T = -2{,}0$ angestellt; es ergiebt sich jedoch, dass im ersten Falle $Q_1 = 62\,\%$ und $q = 0{,}75$ und im zweiten $Q_1 = 70\,\%$ und $q = 0{,}73$ sind, d. h. wieder dieselbe Regel: Q_1 verhält sich umgekehrt als q.

Eine detaillirtere Vorstellung über diese Abhängigkeit erhalten wir, wenn wir die Beziehung Q_1 zu T graphisch darstellen (Fig. 3), zu welchem Zwecke die oben angeführte Tabelle dient.

Aus dieser Darstellung ersehen wir, dass die auf ungefähr einer und derselben Ordinate höher liegenden Punkte im Allgemeinen größere Werthe für q haben. So z. B.:

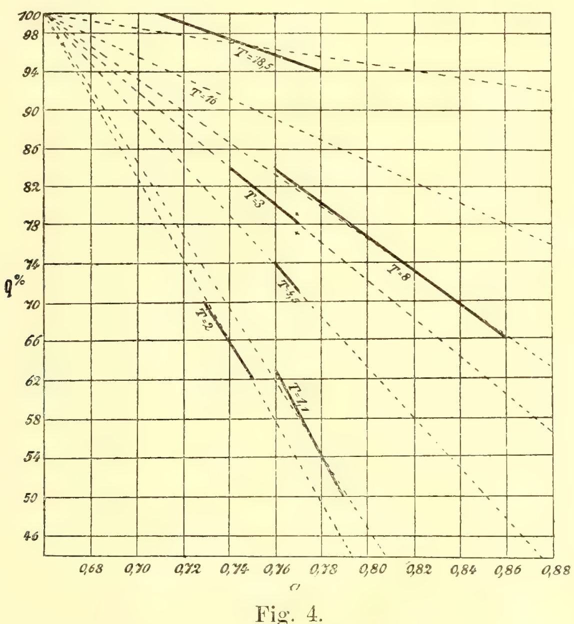


Fig. 4.

Auf der Ordinate bei ca. $-18{,}5^\circ$ liegen zwei Punkte: $q = 0{,}78$ und $q = 0{,}71$. Dem ersten Punkt entspricht kleineres (94 %) und dem zweiten größeres (100 %) Q_1.

Auf der Ordinate bei ca. -8° liegen drei Punkte: $q = 0{,}86$, $q = 0{,}77$, $q = 0{,}76$ und die ihnen entsprechenden Größen Q_1 betragen: 68 % resp. 78 % und 84 %.

Auf der Ordinate bei ca. $-4{,}5^\circ$ liegen zwei Punkte: $q = 0{,}77$ und $q = 0{,}76$ und ihnen entsprechen $Q_1 = 71\,\%$ und $Q_1 = 74\,\%$.

Auf der Ordinate bei — 3° liegen zwei Punkte: $q = 0,77$ und $q = 0,74$; die ihnen entsprechenden Q_1 betragen 77% resp. 84%.

Auf der Ordinate bei — 2° liegen zwei Punkte: $q = 0,75$ und $q = 0,73$ und die entsprechenden Q_1 betragen 62% und 70%.

Auf der Ordinate bei — 1,1° liegen zwei Punkte: $q = 0,79$ und $q = 0,76$; die entsprechenden Q_1 betragen 50% resp. 63%.

Eine Ausnahme bildet nur der Punkt $q = 0,69$ auf der Ordinate bei — 12,3°.

Diese auffallende Regelmäßigkeit für 15 Punkte von 16 spricht dafür, dass die von uns berechnete gefrorene Saftmenge auch vom Säftekoefficient abhängt.

Stellen wir die Abhängigkeit der Größe Q_1 von q graphisch dar (Fig. 4) und zwar bei Temperaturen von — 18,5°, — 8°, — 4,5°, — 3°, — 2,0°, — 1,1°, welche weiter oben als Ordinaten besprochen wurden.

Aus dieser Figur ist ersichtlich, dass die zu einer und derselben Temperatur (T) gehörenden Punkte auf einer Geraden liegen, wobei alle diese Geraden scheinbar aus einem gemeinschaftlichen Centrum (A) ausgehen, welches den Schnittpunkt der Ordinate = 100 mit der Abscisse = 0,67 bildet. Ein sehr auffallendes Resultat!

Der Umstand, dass die Punkte, welche auf einer und derselben Ordinate sich befinden, für die Kurve $T = -2,0$ tiefer als für die Kurve $T = -1,1$ liegen, lässt vermuthen, dass die Formel D, nach welcher die Werthe Q_1 berechnet wurden, eine Korrektion erheischt, da wir uns die Möglichkeit nicht erklären können, dass bei einem und demselben q mehr Säfte bei — 1,1° als bei — 2,0° gefrieren.

Bei der Ableitung der Formel D haben wir angenommen, dass $w_n = 80$, $w_1 = 70$ und $w = \frac{w_n + w_1}{2} = 75$ Kalorien sind; mit anderen Worten, die Schmelzwärme der ganz zuletzt gefrierenden Säfte $w_1 = 70$ Kalorien und diejenige im Anfang gefrierender Säfte $w_n = 80$ Kalorien betrage. Alle bis jetzt erhaltenen Werthe für Q_1 sind jedoch mittels der mittleren Schmelzwärme ($w = 75$) berechnet worden. Zieht man diesen Umstand in Betracht, so wird die nöthige Korrektion darin bestehen, dass für Säfte, welche bei — 1,1° gefrieren, der Werth $w_n = 80$ Kalorien, und für Säfte, welche bei ca. — 20° gefrieren, der Werth $w_1 = 70$ Kalorien zu setzen ist; für Säfte, welche zwischen — 1,1° und — 20° gefrieren, müssten wir für w Zwischenwerthe nehmen. Da das nähere Gesetz der Änderung der Schmelzwärme uns nicht bekannt ist, so nehmen wir

vorläufig an, dass die Schmelzwärme der Säfte umgekehrt proportional der Größe T ist. Wir erhalten somit folgende graphische Darstellung (Fig. 5):

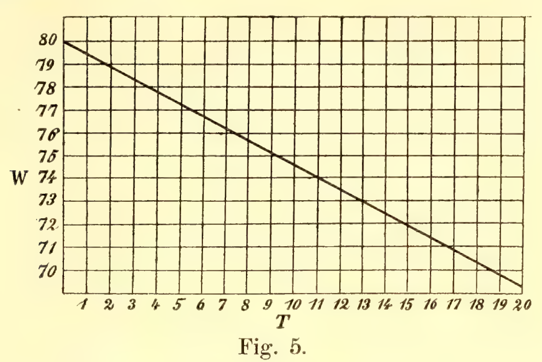


Fig. 5.

Demgemäß haben wir in die Formel D einzusetzen:

Bei	der	Temperatur	T =	— 1,1°	w = 79,5	Kalorien
»	»	»	»	— 2,0	79	»
»	»	»	»	— 3,0	78,5	»
»	»	»	»	— 4,5	78	»
»	»	»	»	— 8,0	76	»
»	»	»	»	— 16,0	72	»
»	»	»	»	— 18,5	70	»

Der Versuch Nr. 45 ergiebt uns dann den korrigirten Werth $Q_1 = 47\,^0/_0$ und Nr. 36 den Werth $Q_1 = 58\,^0/_0$. Weil im ersten Falle der Säftekoefficient 0,79 und im zweiten 0,76 beträgt, so wird dadurch die oben ausgesprochene Regel, dass Q_1 vom Säftekoefficient abhängt, bestätigt. Wir dürfen diesen Umstand bei weiterem Rechnen desshalb nicht außer Acht lassen.

Zur Berechnung der korrigirten gefrorenen Saftmenge bei $T = -2^\circ$ verfahren wir folgendermaßen:

Der Versuch Nr. 40 ergab $y + y_1 = 89{,}573$, weil aber jetzt $N = -1{,}1^\circ$ ist, so beträgt $y + y_1 = 90{,}640$. Die Gleichungen

$$y_1 = Q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad \text{(a)}$$

$$y = c_3\,(T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (\text{a}_1)$$

werden dabei folgende Abänderungen erleiden:

Da im Versuche Nr. 40 der Säftekoefficient 0,75 beträgt, so entspricht diesem Koefficienten bei $T = -1{,}1^\circ$ die gefrorene Saftmenge

$= 61\,\%$, wie es leicht mittels graphischer Darstellungen der Resultate der Versuche Nr. 45 und 36 zu finden ist. Nun beträgt der Saft im Versuche Nr. 40 $S = 1{,}905$ g, von welchem bereits bei $-1{,}1^\circ$, wie oben erwähnt, $61\,\% = 1{,}162$ g gefrieren, und welche $w = 79{,}5$ haben. Wenn bei weiterer Abkühlung der Säfte bis zu -2° die Menge $= x$ gefriert, wobei die Schmelzwärme dieses Theiles nach der Fig. 5 79 Kalorien beträgt, so ist $Q = 1{,}162 = x$ und folglich:

$$y_1 = 1{,}162 \cdot 79{,}5 + 79 \cdot x \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (a')$$

und

$$y = 1{,}08\,(2 - 1{,}1)\left(1{,}905 - \frac{1{,}162 + x}{2}\right) \quad \ldots \quad (a'_1)$$

daraus

$$x = -2\,\%.$$

Der korrigirte Werth für $y + y_1$ beträgt 82,962. Da hier $q = 0{,}73$ ist, so beträgt die gefrorene Saftmenge bei $T = -1{,}1^\circ$ für diesen Koefficient $68\,\% = 1{,}054$ g und

$$x = -2\,\%.$$

Aus diesen beiden Versuchen ergiebt sich, dass die bei $T = -2^\circ$ gefrorene Saftmenge um $2\,\%$ geringer ist als bei $T = -1{,}1^\circ$. Wir verfallen also in den gleichen Fehler, wie früher, als die Werthe für Q_1 mittels $w = 75$ berechnet wurden.

Dieser Fehler kann nicht in der Beobachtung liegen, weil die Differenzen in beiden Versuchen gleich viel ($-2\,\%$) betragen; wir müssen also annehmen, dass die Schmelzwärme der bei $-1{,}1^\circ$ gefrorenen Säfte nicht 80 Kalorien, sondern weniger beträgt. Die Berechnung ergiebt, dass, wenn bei $T = -2^\circ$ dieselbe Menge der Säfte gefrieren würde, wie bei $T = -1{,}1^\circ$, die Schmelzwärme dieses Theiles der Säfte $w_{-1,1} = 77{,}7$ Kalorien wäre. Da aber bei $T = -2^\circ$ offenbar etwas mehr Säfte gefrieren, als bei $T = -1{,}1^\circ$, so ist $w_{-1,1}$ geringer als 77,7 und größer als der mittlere Werth

$$w_m = \frac{70{,}9 + 70{,}1}{2} = 70{,}5 \text{ (aus Versuchen Nr. 18 und 20).}$$

Diese auf indirektem Wege gewonnene Annahme wird durch die Versuche mit *Saturnia spini*-Puppen vollständig bestätigt, wie wir im folgenden Kapitel sehen werden.

B. Versuche mit Puppen von Saturnia spini.

I. Die Untersuchungsmethode.

Diese Versuche sind mittels des Eiskalorimeters angestellt worden.

In das Glasgefäß *B* (Fig. 6), welches vorher im Inneren gut ausgewaschen wurde, wurde destillirtes Wasser und Quecksilber eingegossen und längere Zeit ausgekocht, um die absorbirte Luft auszudrängen. Diese Manipulation ist nicht leicht, und ist z. B. im Buche »Physikalisches Praktikum« von E. Wiedemann und H. Ebert (Braunschweig 1890) auf p. 197 beschrieben. Darauf wurde das Wasser im Gefäße *B* theilweise zum Gefrieren gebracht, zu welchem Zwecke in das Glasrohr *C* lange Reagenzgläser mit Spiritus bei — 10° bis — 15° eingeführt wurden. Beim Einführen eines solchen Reagenzglases mit warmem Wasser in das Rohr *C* entstand der Wasserraum *F* und der vorher erhaltene Eismantel *E* schwamm frei um die Röhre *C* herum. Darauf wurde das Gefäß *B* mit destillirtem Wasser abgewaschen und in das mit destillirtem Wasser gefüllte Glasgefäß *A* gebracht. Das Glasgefäß *A* stand auf einem eisernen Dreifuß in einer mit gestoßenem Eis gefüllten Holzkiste *Q*. Zum Ausfließen des entstehenden Eiswassers trug diese Kiste unten das Rohr *P*. Durch den Kork *J* ging ein Glasröhrchen hindurch, welches das Quecksilber *M* mit demjenigen in einem kleinen Porzellantiegel *D* verband.

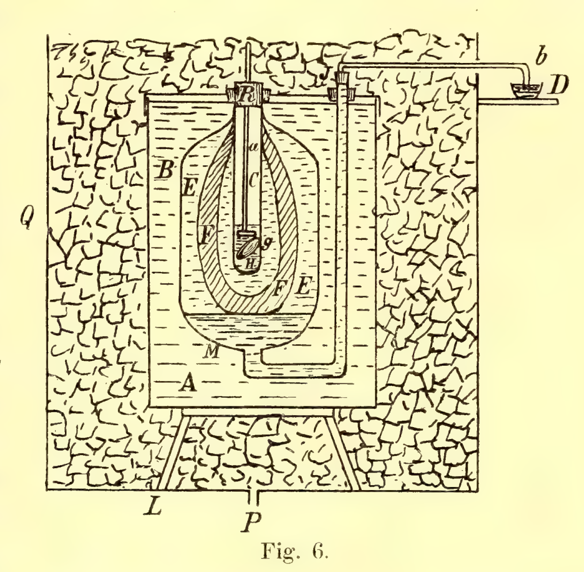


Fig. 6.

Bringt man in das Rohr *C* einen unter 0° abgekühlten Körper *g* (z. B. eine Puppe), so wird dem Wasser *F* um die Röhre *C* die Wärme entzogen, und es würde sich unterkälten, wenn darin kein Eismantel *E* wäre; folglich wird dieses Wasser, welches 0° hat, zu gefrieren anfangen und dabei sein Volumen vergrößern. In Folge

dessen wird ein Theil des Quecksilbers *M* aus dem Gefäße *B* verdrängt und der Tiegel *D* schwerer sein.

Es ist bekannt, dass 1 g Wasser bei 0° sein Volumen um 0,0907 cm³ vergrößert, wenn es zu Eis auch bei 0° wird; dabei wird der Tiegel *D* folglich um 0,0907 · 13,596 = 1,23316 g schwerer als bevor (13,596 bedeutet das specifische Gewicht des Quecksilbers). Um 1 g Wasser bei 0° in Eis zu verwandeln, braucht man 79,4 Kalorien, welche in unserem Falle 1,23316 g des verdrängten Quecksilbers entsprechen; somit entspricht die Gewichtszunahme des Tiegels *D* von 1 g **64,379 Kalorien.** Diese Zahl wurde bei allen nach dieser Methode angestellten Versuchen zur Berechnung von Kalorien benutzt.

Bei diesen Versuchen wurden folgende das Kalorimeter betreffende Punkte besonders in Betracht gezogen:

Das Wasser *F* darf nicht vollständig gefrieren, sonst wird die Wärme- (resp. Kälte-) Leistungsfähigkeit sehr vermindert, und da in diesem Falle das übrige den Eismantel *E* umgebende Wasser zum Gefrieren beansprucht wird, so muss man zu lange warten, bis das entsprechende Quecksilber aus dem Gefäße *B* verdrängt wird. Um dies zu beseitigen, wurde jeden Tag einmal das während den Versuchen entstandene Eis wieder geschmolzen (durch das Einführen eines mit warmem Wasser gefüllten Rohres in das Rohr *C*).

Es darf keine Luft, weder im Gefäße *B* noch im Quecksilber sich befinden, sonst ändert sie in Folge der Änderung des atmosphärischen Druckes ihr Volumen, und das Gewicht des Tiegels *D* mit Quecksilber wird nicht konstant, obwohl im Rohr *C* zur Zeit kein unter 0° abgekühlter Körper sich befindet. Besondere Aufmerksamkeit wurde dem Kork *J* zugewendet, unter welchem sehr leicht einige Luftblasen versteckt bleiben können.

Das Wasser im Gefäße *A* darf nicht unterkühlt werden, was bei unreinem Eise in der Kiste *Q* leicht eintreten kann, sonst wird das Wasser im Gefäße *B* nicht nur in Folge des unter 0° abgekühlten Körpers *G*, sondern auch wegen dieser Ursache gefrieren; desshalb schwammen im Gefäße *A* stets einige Eisstückchen.

Das Eis wurde in der Kiste jeden Morgen und jeden Abend nachgefüllt und dabei festgestoßen, besonders unter das Gefäß *A*, wo ein eisleerer Raum sehr leicht unbemerkt bleiben kann, was das Erwärmen des Bodens des Gefäßes *A*, und später das Schmelzen des Eismantels *E* zur Folge hätte.

Um den Körper *g* möglichst bald auf 0° zu bringen, enthielt

das Rohr *C* etwas Quecksilber, in welches der Körper *g* mittels eines unten mit einer Korkscheibe versehenen Glasröhrchens eingetaucht wurde. Es wäre besser gewesen, wenn statt Quecksilber eine andere Flüssigkeit genommen wäre, in welcher die untersuchten Puppen gesunken sein würden (dann brauchte man kein Glasröhrchen mit der Scheibe, welche unter Umständen große Korrektionen verursacht), aber ich konnte keine dafür passende Flüssigkeit finden. Eine solche, wie z. B. Wasser, würde dabei gefrieren, oder, wenn es Alkohol oder Salzwasser wäre, die künstliche Kälte beim Mischen mit den gefrorenen Puppensäften entwickeln; in beiden Fällen könnten wir die wahre Anzahl von Kalorien der zu untersuchenden Puppe nicht bestimmen.

Im Glasrohre *C* darf aus demselben Grunde keine Feuchtigkeit sein, wesshalb die Wände dieses Rohres, das Röhrchen mit der Scheibe und das Quecksilber *H* jeden Tag sorgfältig mit Fließpapier getrocknet wurden.

Eine große Schwierigkeit hatte ich mit der Spitze des Röhrchens, welches in den Tiegel *D* eintauchte. Jedes Mal, wenn der Tiegel zur Wägung entfernt wurde, ging das Quecksilber in der Spitze etwas zurück, wodurch am Schlusse des Versuches ein Fehler entstehen musste. Nach langem Probiren blieb ich schließlich bei der Form der Spitze stehen, welche vergrößert aus der Fig. 7 ersichtlich ist. In Folge der bekannten Kapillaritätsgesetze blieb der Stand des Quecksilbers in der Öffnung der Spitze nunmehr unveränderlich.

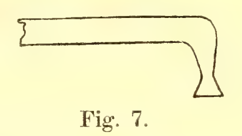


Fig. 7.

Der allgemeine Verlauf der Versuche war der folgende:

Die Puppen von *Saturnia spini*, welche am Vorabend aus Kokons herausgenommen waren, wurden abgewogen und in numerirte verstopfte Reagenzgläser gebracht, die ihrerseits in anderen, etwas breiteren Reagenzgläsern sich befanden, und zuerst in einem Gefäß mit Kältemischung (Schnee + Alkohol) standen, bis die Puppen erstarrten, was durch das Schütteln des Reagenzglases sehr leicht zu konstatiren war. Darauf wurde jedes Reagenzglas in je ein besonderes Glasgefäß mit Kältemischung gebracht und dort bei ungefähr konstanter Temperatur eine gewisse, in jedem Versuche näher angegebene Zeit stehen gelassen. Das in jedem Reagenzglas befindliche Thermometer berührte den Puppenkörper und ergab die Temperatur der Puppe[1].

[1] Obwohl F. Urech [24] die Vermuthung ausspricht, dass die Temperatur der Puppe in der Luft unter 0° höher sein soll als die der umgebenden Luft,

Da Morgens die Holzkiste mit frischem, gestoßenem Eis nachgefüllt war, so wurde mit der Revision des Kalorimeters erst $^1/_2$ Stunde darauf folgendermaßen begonnen:

Es wurden bei den Versuchen zwei, bis zur Hälfte mit Quecksilber gefüllte Porzellantiegel D_1 und D_2 benutzt. Nachdem das Gewicht des Tiegels D_2 (zusammen mit Hg) genau bestimmt war, wurde der Tiegel um eine bestimmte Zeit unter die oben beschriebene Spitze des Glasröhrchens gestellt, worauf der bis jetzt dort stehende Tiegel D_1 abgewogen wurde. Nach 15 Minuten kam an Stelle D_2 der Tiegel D_1 u. s. f., wobei jedes Mal das Gewicht der Tiegel bestimmt wurde. Blieb das Gewicht jedes einzelnen Tiegels konstant, so bedeutete es, dass das Kalorimeter in Ordnung war. Die Revision dauerte gewöhnlich eine Stunde. Wenn aber die Gewichte nicht konstant blieben, dann wurde der Fehler gesucht und beseitigt.

Gewöhnlich um 10 Uhr Vormittags konnte mit dem ersten Versuche begonnen werden, und zwar wie folgt:

Die Temperatur der Puppe wurde genau notirt, und die Öffnung der Röhre C vom Eis sorgfältig befreit; dann entfernte mein Gehülfe den Kork R sammt dem Röhrchen a, und ich nahm während dieser Zeit das enge Reagenzglas mit der Puppe aus dem breiteren Reagenzglase heraus, kehrte es über der Öffnung der Röhre C um, und die Puppe fiel in das Quecksilber H hinein. Darauf wurde das Rohr C sofort mit dem Kork R verstopft und oben wieder mit Schnee bedeckt. Das Röhrchen a verblieb dabei außerhalb der Röhre C ca. drei bis vier Sekunden. Die Zimmertemperatur betrug 6° bis 10°. Der Fehler, welcher durch das Erwärmen des Röhrchens a von der umgebenden Zimmerluft entstehen konnte, war wohl sehr klein und wurde desshalb außer Acht gelassen. 20 Minuten nach dem Einwerfen der Puppe in die Röhre C wurde der vorher unter die Spitze b gestellte Tiegel, 10 Minuten darauf der ihn ersetzende u. s. f. abgewogen, bis schließlich keine Gewichtszunahme der Tiegel mehr zu beobachten war. Der Versuch war beendigt, und die Puppe wurde mittels eines gekrümmten Drahtes aus dem Rohre C herausgenommen.

Die Berechnung der von der Puppe verbrauchten Kalorien wurde so ausgeführt, wie es das folgende Beispiel zeigt:

Die Temperatur der Puppe vor dem Versuche betrug $T = -6{,}8°$

---

habe ich dies mittels elektrischen Thermometers, welches in die Puppe bei meinen früheren Versuchen eingesteckt wurde, widerlegt: beide Temperaturen sind einander gleich.

und ihr Gewicht $M = 1{,}953$ g. Das Gewicht der Tiegel D_1 und D_2 mit Quecksilber betrug:

Zeit	Tiegel D_1	Tiegel D_2	Gewichts-zunahme	Bemerkung
$4^h 20^m$	43,297		0,000	
30^m	43,297			
30^m		49,393	0,000	
40^m		49,393		
40^m	43,297		0,877	Die Puppe wurde um $4^h 43^m$ ins Rohr C eingeworfen.
50^m	44,174			
50^m		49,393	0,390	
60^m		49,783		
$5^h 00^m$	44,174		0,135	
10^m	44,309			
10^m		49,783	0,051	
20^m		49,834		
20^m	44,309		0,001	
45^m	44,310			
45^m		49,834	0,000	
60^m		49,834		
		Summe	1,454 g	

Also die von der Puppe gebrauchten Kalorien verdrängten im Ganzen 1,454 g Quecksilber; da aber 1 g des verdrängten Quecksilbers nach Obigem 64,379 Kalorien entsprechen, so haben wir im Ganzen $64{,}379 \,.\, 1{,}454 = 93{,}607$ Kalorien.

Der zweite Versuch konnte nicht sofort angestellt werden, da der gekrümmte Draht, mit welchem die Puppe herausgenommen wurde, eine so starke Schmelzung des Eismantels E verursacht hat, dass man ca. eine Stunde warten musste, bis das Kalorimeter wieder in »Ordnung« war.

Die Versuche dauerten zuweilen bis zwei Uhr Nachts, wonach in das Rohr C ein mit warmem Wasser gefülltes Reagenzglas gebracht wurde, um das Eis, welches um die Röhre C herum sich gebildet hatte, zu zerschmelzen.

Obwohl diese Methode theoretisch die genaueste ist, habe ich doch einen Kontrollversuch angestellt, um so mehr als wir es hier nicht mit der Schmelzung des Eismantels E zu thun haben, wie es in Versuchen von Bunsen der Fall war, sondern mit der Bildung desselben.

Ein gewundener Aluminiumdraht wurde, wie oben die Puppen, bis -27° abgekühlt und in das Rohr C eingeworfen. Das verdrängte Quecksilber wog 0,636 g, was $64{,}379 \,.\, 0{,}636 = 40{,}94$ Kalorien entspricht. Da der Aluminiumdraht 7,085 g wog, so hat er zur Er-

wärmung von — 27° bis auf 0° 7,085 . 27 . C Kalorien gebraucht, wo C seine specifische Wärme bedeutet. Somit haben wir die Gleichung

$$7{,}085 \cdot 27 \cdot C = 40{,}94;$$

daraus $C = 0{,}209$.

Die specifische Wärme von *Al* beträgt nach Versuchen von Lorenz [10] 0,206 bei 0°. Somit differirt der von mir gefundene Werth nur um ca. 1,5%. Also ist die Genauigkeit eine befriedigende.

Die bei jedem Versuch gebrauchten Puppen wurden zuerst von dem an ihnen anhaftenden Quecksilber durch Abpinseln befreit und sofort in ein Luftbad von ca. 110° gebracht, wo sie ca. 10 Stunden verblieben. Auf diese Art konnte man den Wassergehalt in der Puppe bestimmen, eine Größe, welche bei der Berechnung von Kalorien eine wichtige Rolle spielt.

Diese Puppen waren von einem hiesigen Händler bezogen, welcher Raupen dieser Species in der Umgebung von Sophia sammelte; sie stammen aus den Jahren 1900, 1899 und sogar von 1898, so dass ich Gelegenheit hatte, auch den Einfluss des Puppenalters auf die kalorimetrischen Eigenschaften der Säfte zu untersuchen. Diese Untersuchungen dauerten vom 19. Februar bis 6. März 1901.

II. Specifische Wärme der trockenen Puppen.

Mehrere Puppen wurden 10 bis 12 Stunden im Luftbade bei 110° getrocknet und 2 bis 3 Stunden in verstopften Reagenzgläsern (je zwei Puppen auf einmal) bis zu verschiedenen, längere Zeit konstant gehaltenen, tiefen Temperaturen abgekühlt.

Die kalorimetrischen Messungen ergaben Folgendes:

Versuch Nr. I. $P = 1{,}268$ g; $T = -6{,}5°$; $Hg = 0{,}052$ g. Daraus folgt, dass die Puppen zu ihrer Erwärmung bis auf 0° 0,052 . 64,391 = 3,348 Kalorien gebraucht hatten.

Ist die specifische Wärme der trockenen Puppen $= c_1$, so ergiebt sich nach der bekannten kalorimetrischen Regel:

$$3{,}348 = 1{,}268 \cdot 6{,}5 \cdot c_1,$$

daraus $c_1 = 0{,}41$.

Versuch Nr. II. $P = 1{,}174$ g; $T = -16°$; $Hg = 0{,}110$ g.

Daraus $c_1 = 0{,}372$.

Versuch Nr. III. $P = 1{,}289$ g; $T = -23{,}5°$; $Hg = 0{,}188$ g.

Daraus $c_1 = 0{,}40$.

Somit haben wir aus diesen Versuchen:

Nr. des Versuches	c_1
I	0,41
II	0,372
III	0,40
Mittel	0,40

Dieser mittlere Werth für die specifische Wärme der trockenen Puppen wurde bei allen weiteren Berechnungen benutzt; er ist um 20% kleiner, als bei Puppen von *Deilephila euphorbiae* (0,5).

III. Specifische Wärme der Puppensäfte.

Je eine Puppe wurde 2—3 Stunden in einem Reagenzglas bei konstanter tiefer Temperatur gehalten und ergab folgende Werthe:

Versuch Nr. IV. $M = 2{,}928$ g; $P = 0{,}854$ g; $S = 2{,}074$ g; $T = -4{,}8°$; $Hg = 0{,}182$ g, folglich $0{,}182 \cdot 64{,}391 = 11{,}605$ Kalorien.

Ist die specifische Wärme der Puppensäfte c_3, die der lebenden Puppe c_2, und die der trockenen Puppe $c_1 = 0{,}4$, so haben wir, da $M = P + S$ ist:

$$2{,}928 \cdot 4{,}8 \cdot c_2 = 0{,}854 \cdot 4{,}8 \cdot 0{,}4 + 2{,}074 \cdot 4{,}8 \cdot c_3 = 11{,}605.$$

Daraus

$$c_3 = 1{,}00$$

und

$$c_2 = 0{,}82.$$

Versuch Nr. V. $M = 2{,}277$ g; $P = 0{,}707$ g; $S = 1{,}570$ g; $T = -4{,}7°$; $Hg = 0{,}142$ g, folglich $0{,}142 \cdot 64{,}391 = 9{,}143$ Kalorien.

Daraus

$$2{,}277 \cdot 4{,}7 \cdot c_2 = 0{,}707 \cdot 4{,}8 \cdot 0{,}4 + 1{,}570 \cdot 4{,}8 \cdot c_3 = 9{,}143$$

und

$$c_3 = 1{,}06; \; c_2 = 0{,}86.$$

Versuch Nr. VI. $M = 1{,}725$ g; $P = 0{,}519$ g; $S = 1{,}206$ g; $T = -6{,}9°$; $Hg = 0{,}148$ g, folglich $0{,}148 \cdot 64{,}391 = 9{,}525$ Kalorien.

Daraus

$$1{,}725 \cdot 6{,}9 \cdot c_2 = 0{,}519 \cdot 6{,}9 \cdot 0{,}4 + 1{,}206 \cdot 6{,}9 \cdot c_3 \; 9{,}525$$

und

$$c_3 = 0{,}97; \; c_2 = 0{,}80.$$

Somit haben wir:

Nr. des Versuches	c_3	c_2	q
IV	1,00	0,82	0,71
V	1,06	0,86	0,69
VI	0,97	0,80	0,70
Mittel	1,01	0,83	0,70

Setzen wir in die Formel 5:

$$c_3 = \frac{c_2 - c_1}{q} + c_1 \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \ldots (5)$$

die mittleren Werthe: $c_1 = 0{,}4$, $c_2 = 0{,}83$ und $q = 0{,}70$ (aus den Versuchen Nr. IV, V und VI) ein, so erhalten wir

$$c_3 = 1{,}01,$$

was mit dem sonst berechneten Werthe für c_3 übereinstimmt.

Bei weiteren Berechnungen wird der Einfachheit wegen $c_3 = 1{,}00$ gesetzt, wobei der Werth für c_2 aus der Formel 5 sich zu 0,82 berechnet.

IV. Schmelzwärme der Puppensäfte.

Wie die Versuche lehrten, bestehen die Puppensäfte aus einer wässerigen Lösung von verschiedenen im Blute enthaltenen Substanzen, wesshalb das Gefrieren der Säfte bei einer Temperatur beginnt, welche unter 0° liegt. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, bei den untersuchten Puppen von *Saturnia spini* diese Temperatur (N) zu bestimmen, desshalb werden wir den mittleren Werth für N aus Untersuchungen mit anderen Puppen entnehmen.

Species	Datum	N	
Deilephila euphorbiae	23. V. 1900	— 1,2°	
» »	» » »	— 1,2	
» »	» » »	— 0,8	
» »	15. » »	— 1,0	
» »	» » »	— 1,5	
» »	5. IV. »	— 1,2	
» »	6. » »	— 1,0	
» »	» » »	— 1,6	
» »	» » »	— 1,1	1
» »	» » »	— 1,6	
» »	7. » »	— 1,1	
» »	» » »	— 1,0	
» »	» » »	— 1,2	
» »	» » »	— 0,9	
» »	12. I. »	— 1,0	
» »	10. » »	— 1,1	
» »	» » »	— 1,2	
Saturnia spini	15. VII. 1898	— 1,3	[2]
Aporia crataegi	17. V. 1899	— 1,5	
Vanessa io	22. VII. 1899	— 1,0	
Sphinx pinastri	26. II. 1900	— 1,3	
» »	» » »	— 1,2	[5]
» »	» » »	— 1,7	
» »	» » »	— 1,3	
» »	» » »	— 1,1	

Species	Datum	N	
Deilephila galii	17. IV. 1899	— 1,1°	
» »	» » »	— 1,0	
Vanessa atalanta	22. VII. »	— 0,8	
» »	» » »	— 1,0	
» »	» » »	— 1,1	
Vanessa levana	30. X. »	— 1,5	
» »	» » »	— 1,4	
» »	» » »	— 1,6	
Saturnia spini	21. IV. »	— 1,4	[3]
Aporia crataegi	19. V. »	— 1,5	
» »	» » »	— 1,2	
» »	» » »	— 1,3	
Vanessa io	22. VII. »	— 0,8	
» »	» » »	— 1,0	
Vanessa polychloros	» » »	— 0,8	
» »	» » »	— 1,0	
» »	» » »	— 0,9	
Thais polyxena	28. II. 1900	— 1,7	
» »	» » »	— 1,5	
» »	» » »	— 1,6	
» »	» » »	— 1,3	[4]
» »	» » »	— 1,2	
» »	» » »	— 1,2	
	Mittel	— 1,21	

Somit liegt der erste Erstarrungspunkt (N) der Puppensäfte durchschnittlich bei — 1,2°, welcher Werth bei weiteren Berechnungen in Betracht gezogen wird.

Friert das Wasser der Puppensäfte nach und nach aus, so steigt der Erstarrungspunkt seiner absoluten Größe nach, wobei auch die Schmelzwärme der zurückbleibenden Säfte selbstverständlich abnehmen muss.

Gefrieren alle Säfte bei der Temperatur t, so wird die mittlere Schmelzwärme (w_m) der Puppensäfte durch das arithmetische Mittel zweier Größen ausgedrückt, von welchen eine ($w_{-1,2}$) die Schmelzwärme bei — 1,2°, und die andere (w_{-t}) diejenige bei — t° bedeutet, d. h.

$$w_m = \frac{w_{-1,2} + w_{-t}}{2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (6).$$

Um die Größe w_m zu berechnen, muss man vor Allem die Temperatur t kennen, was mir mit befriedigender Genauigkeit zu bestimmen auch gelang.

a. Abhängigkeit von der Temperatur.

Zur Bestimmung der Temperatur (t), bei welcher alle Puppensäfte gefrieren, verfuhr ich wie folgt:

[1] Noch nicht veröffentlicht gewesen.

Je eine Puppe wurde in ein Reagenzglas gebracht und zwei Stunden bei ca. — 21°, und dann Z Minuten bei der Temperatur — T gehalten. Darauf wurde sie in das Eiskalorimeter gebracht, um ihre Kalorien zwischen Temperaturen T und 0° zu bestimmen.

Folgende Versuche enthalten die erzielten Resultate mit Puppen von *Sat. spini* (verpuppt 1900):

Versuch Nr. VII. $M = 2{,}568$ g; $P = 0{,}732$ g; $S = 1{,}836$ g; $q = 0{,}71$; $T = -1{,}8°$; $Z = 180$ Minuten; $Hg = 1{,}403$ g und folglich $M_k = 1.403 \,.\, 64{,}391 = 90{,}341$ Kalorien.

Dividiren wir die von der Puppe zwischen $T = -1{,}8°$ und 0° gebrauchten Kalorien ($M_k = 90{,}341$) durch das Puppengewicht ($M = 2{,}568$), so erhalten wir die Anzahl von Kalorien, welche **1 g** der Puppe gebraucht, d. h.

$$M_1 = 90{,}341 : 2{,}568 = 35{,}2 \text{ Kalorien.}$$

Der trockene Puppenkörper (P) gebraucht unter gleichen Umständen

$$P \,.\, c_1 \,(T - 0) \text{ Kalorien,}$$

wo c_1 specifische Wärme (0,4) der trockenen Puppe bedeutet, d. h. 0,732 . 0,4 . 1,8 = 0,527 Kalorien. Zieht man diese Kalorien (0,527) von der gesammten Anzahl der Kalorien der Puppe (90,341) ab, so erhält man 90,341 — 0,527 = 89,814 Kalorien, welche die Puppensäfte unter denselben Umständen gebrauchen. Dividirt man diese Zahl (89,814) durch das Gewicht der Säfte ($S = 1{,}836$), so erhält man die Anzahl der Kalorien, welche **1 g** der Puppensäfte von 0° bis — T gebrauchen[1], d. h.

$$S_1 = 48{,}9 \text{ Kalorien.}$$

Versuch Nr. VIII. $M = 1{,}942$ g; $P = 0{,}588$ g; $S = 1{,}354$ g; $q = 0{,}70$; $T = -4{,}2°$; $Z = 120$ Minuten; $Hg = 1{,}471$ g; folglich $M_k = 1{,}471 \,.\, 64{,}391 = 94{,}719$ Kalorien.

Daraus ergiebt sich:

$$M_1 = 48{,}8 \text{ Kalorien; } S_1 = 69{,}2 \text{ Kalorien.}$$

Versuch Nr. IX. $M = 2{,}367$ g; $P = 0{,}690$ g; $S = 1{,}677$ g; $q = 0{,}71$; $T = -4{,}8°$; $Z = 300$ Minuten; $Hg = 1{,}875$ g und folglich $M_k = 1{,}875 \,.\, 64{,}391 = 120{,}733$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 51{,}0 \text{ Kalorien; } S_1 = 71{,}2 \text{ Kalorien.}$$

[1] Bei diesen Auseinandersetzungen wird nur von der absoluten Anzahl der Kalorien gesprochen, ohne das positive oder negative Zeichen in Betracht zu ziehen.

Versuch Nr. X. $M = 2{,}782$ g; $P = 0{,}820$ g; $S = 1{,}962$ g; $q = 0{,}70$; $T = -6{,}7^{\circ}$; $Z = 180$ Minuten; $Hg = 2{,}261$ g und folglich $M_k = 145{,}588$ Kalorien.

Daraus:

$M_1 = 52{,}4$ Kalorien; $S_1 = 73{,}1$ Kalorien.

Versuch Nr. XI. $M = 2{,}626$ g; $P = 0{,}745$ g; $S = 1{,}881$ g; $q = 0{,}72$; $T = -16{,}3^{\circ}$; $Z = 180$ Minuten; $Hg = 2{,}456$ g und folglich $M_k = 158{,}944$ Kalorien.

Daraus:

$M_1 = 60{,}5$ Kalorien; $S_1 = 81{,}9$ Kalorien.

Versuch Nr. XII. $M = 2{,}225$ g; $P = 0{,}672$ g; $S = 1{,}553$ g; $q = 0{,}70$; $T = -18{,}8^{\circ}$; $Z = 100$ Minuten; $Hg = 2{,}145$ g und folglich $M_k = 138{,}119$ Kalorien.

Daraus:

$M_1 = 62{,}1$ Kalorien; $S_1 = 85{,}7$ Kalorien.

Versuch Nr. XIII. $M = 2{,}652$ g; $P = 0{,}728$ g; $S = 1{,}924$ g; $q = 0{,}72$; $T = -20^{\circ}$; $Z = 60$ Minuten; $Hg = 2{,}633$ g und folglich $M_k = 169{,}541$ Kalorien.

Daraus:

$M_1 = 64{,}4$ Kalorien; $S_1 = 85{,}1$ Kalorien.

Stellen wir die erhaltenen Resultate zusammen, so erhalten wir die folgende Tabelle:

Saturnia spini verpuppt 1900.

Nr. des Versuches	T	M_1	S_1	q
VII	— 1,8°	35,2	48,9	0,71
VIII	— 4,2	48,8	69,2	0,70
IX	— 4,8	51,0	71,2	0,71
X	— 6,7	52,4	73,1	0,70
XI	— 16,3	60,5	81,9	0,72
XII	— 18,8	62,1	85,7 ?	0,70
XIII	— 20,0	64,4	85,1	0,72
			Mittel	0,71

Stellen wir die Abhängigkeit M_1 von T graphisch dar, so erhalten wir die Kurve A (Fig. 8), welche uns zeigt, dass M_1, angefangen von $T = -1{,}2$ (der oben angenommene Beginn der Erstarrung der Puppensäfte), zuerst bis ca. -2° schnell, dann bis ca. $-4{,}5^{\circ}$ langsam zunimmt; bei ca. -5° ändert die Kurve ihren Charakter und verläuft darauf proportional der Temperatur T.

Denselben Charakter hat auch die Kurve B, welche die Abhängigkeit S_1 von T darstellt.

Dieser eigenthümliche Verlauf der Kurve *A* deutet darauf hin, dass bei der Temperatur von ca. — 4,5° in der Puppe Vorgänge stattfanden, welche den kalorimetrischen Werth der Säfte, wie es auch die Kurve *B* zeigt, plötzlich änderten. Das sehr langsame Steigen der Kurve *A* (oder *B*) nach der Temperatur von ca. — 4,5° bis zu weiteren Kältegraden kann nichts Anderes bedeuten, als nur das Aufhören der Säfteerstarrung oder das Wegfallen der Schmelzwärme, da nur diese Größe einen in Vergleich zu der specifischen Wärme der Puppe bedeutenderen Werth besitzt.

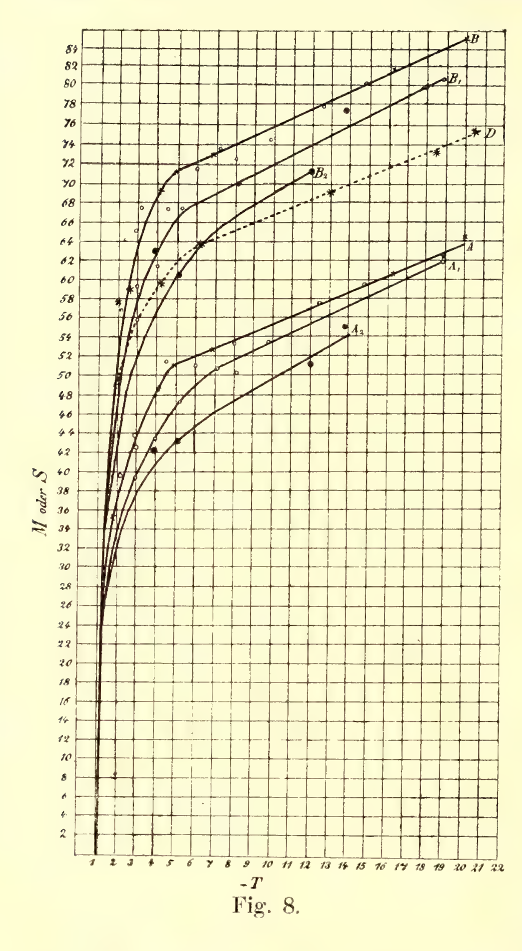


Fig. 8.

Wenn dieses Resultat auch auffallend ist, so wird es doch durch meine Beobachtungen über den Temperaturverlauf der Puppen während ihres Erstarrens bestätigt. Ich führe hier nur ein Beispiel mit der Puppe von *Deilephila euphorbiae* (12. IV. 1900) an, da auch die anderen zahlreichen Beobachtungen an anderen Puppen denselben Verlauf ergaben.

Die Puppe wurde in das Luftbad bei — 15° gebracht und ihre Temperatur mittels eines elektrischen Thermometers [2] beobachtet. Als ihre Säfte die Unterkältung von — 6,7° erreicht hatten, begannen sie zu erstarren, wobei die Temperatur der Puppe auf einmal bis zu — 1,0° stieg (sogenannter »Sprung«). Das weitere Fallen der Temperatur der Puppe enthält folgende Tabelle, in welcher die Temperaturen der Kürze wegen nur alle 5 Minuten angeführt sind:

Zeit in Minuten	Temperatur in Graden	Differenz in Graden	Zeit in Minuten	Temperatur in Graden	Differenz in Graden
2	— 1,0		45	— 2,2	0,2
5	— 1,0	0,0	50	— 2,5	0,3
10	— 1,1	0,1	55	— 3,0	0,5
15	— 1,2	0,1	60	— 3,6	0,6
20	— 1,3	0,1	65	— 4,5	0,9
25	— 1,4	0,1	70	— 5,7	1,2
30	— 1,6	0,2	75	— 6,7	1,0
35	— 1,8	0,2	80	— 7,7	1,0
40	— 2,0	0,2	85	— 8,6	0,9

Daraus ist ersichtlich, dass die Temperatur der Puppe nach dem »Sprunge« (bis — 2,5°) sehr langsam, dann schneller abnahm; bei — 5,7° erreichte die Geschwindigkeit dieser Abnahme ein Maximum (1,2° pro fünf Minuten).

Dieses im Anfang langsam stattfindende Fallen der Temperatur zeigt, dass während dieser Zeit der Hauptbestandtheil der Säfte (Wasser) ausgefror und später auch die anderen Substanzen gefroren. Das darauf etwas verlangsamte Fallen der Temperatur (von — 6,7° an) wird durch die Annäherung der Puppentemperatur zu der Temperatur des Bades (— 15°) erklärt.

Somit stimmt der reciproke Verlauf der Temperaturschwankung dieser Puppe mit dem Verlauf der Kurve A (Fig. 8) annähernd überein.

Wir müssen also annehmen, dass die wässerigen Puppensäfte bei ca. — 5° alle erstarrt sind.

Zur Berechnung der mittleren Schmelzwärme (w_m) der Puppensäfte benutzen wir die im Kapitel A angeführte Formel D, in welcher der erste Theil der Gleichung durch M_k zu ersetzen ist, und zwar:

$$D_1) \ldots M_k = Pc_1\,(T - N) + Mc_2\,(N + t_1) + c_3\,(T - N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) + Q_1\left(\frac{w_1 + w_n}{2}\right)$$

Da bei der Temperatur $T = -4{,}5°$ kein Versuch angestellt wurde, benutzen wir zur Berechnung die Werthe des naheliegenden ($T = -4{,}2°$) Versuches Nr. VIII.

Dabei sind: $M = 1{,}942$; $P = 0{,}588$; $S = 1{,}354$; $T = -4{,}2$; $M_k = 94{,}719$; $N = -1{,}2°$; $t_1 = 0{,}0°$; $c_1 = 0{,}4$; $c_2 = 0{,}82$; $c_3 = 1{,}0$. Außerdem, da alle Säfte bei — 4,2° als erstarrt zu betrachten sind, ist $Q_1\ 100\% = S = 1{,}354$.

Nach der Einsetzung dieser Größen in die obige Formel, ergiebt sich

$$w_m = \frac{w_1 + w_n}{2} = \frac{w_{-1,2} + w_{-4,2}}{2} = 66{,}7 \text{ Kalorien.}$$

Um die Größe w_m noch genauer zu bestimmen, berechnen wir dieselbe aus dem Versuche Nr. IX, indem wir annehmen, dass alle Säfte nicht bei — 4,2°, sondern bei — 4,8° erstarren.

Wir haben dann in die Formel D einzusetzen: $M = 2{,}367$; $P = 0{,}690$; $S = 1{,}677$, $T = -4{,}8$; $M_k = 120{,}733$; $Q_1 = 1{,}677$ und die übrigen Konstanten bleiben dieselben, wie im Versuche VIII. Die Berechnung ergiebt

$$w_m = \frac{w_{-1,2} + w_{-4,8}}{2} = 67{,}3 \text{ Kalorien.}$$

Da nun die Temperatur — 4,5°, bei welcher, wie wir annehmen mussten, alle wässerigen Säfte erstarren, das arithmetische Mittel der Größen für T in Versuchen Nr. VIII ($T = -4{,}2$) und Nr. IX ($T = -4{,}8$) darstellt, müssen wir auch das arithmetische Mittel der Werthe für w_m in beiden Versuchen nehmen, um w_m bei $T = -4{,}5$ zu erhalten. Es ergiebt sich dann

$$w_m = \frac{w_{-1,2} + w_{-4,5}}{2} = \frac{66{,}7 + 67{,}3}{2} = 67{,}0 \text{ Kalorien.}$$

Auf diese Weise beträgt die mittlere Schmelzwärme der wässerigen Puppensäfte von *Saturnia spini*, welche nur einmal überwintert hat, 67,0 Kalorien.

Da nach O. Pettersson [15] die Schmelzwärme des Meerwassers, welches 3,535 % feste Substanz enthält und die Temperatur der Schmelzung = — 9° besitzt, 54,69 Kalorien beträgt, so erscheint uns die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte = 67 Kalorien nicht zu klein.

Wir wollen nun versuchen, die Schmelzwärme der Puppensäfte bei verschiedenen Temperaturen zu berechnen.

Da wir die Zusammensetzung der in Säften aufgelösten Substanzen nicht genau kennen, können wir auch nicht wissen, wie die Schmelzwärme von der Temperatur abhängt. Wir nehmen desshalb an, was allerdings nur annähernd richtig ist, dass die Schmelzwärme der Säfte mit der Erniedrigung der Erstarrungstemperatur proportional abnimmt.

Die Schmelzwärme des reinen Eises beträgt, wie bekannt, bei 0° 79,4 Kalorien. Die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte beträgt nach unserer Berechnung 67 Kalorien. Da die Säfte bei — 1,2° zu erstarren beginnen und bei — 4,5° vollständig erstarrt sind, so liegt die mittlere Schmelzwärme = 67 Kalorien bei mittlerer

Temperatur $= \frac{-1{,}2 - 4{,}5}{2} = -2{,}85°$. Wir erhalten auf diese Weise folgende graphische Darstellung (Fig. 9):

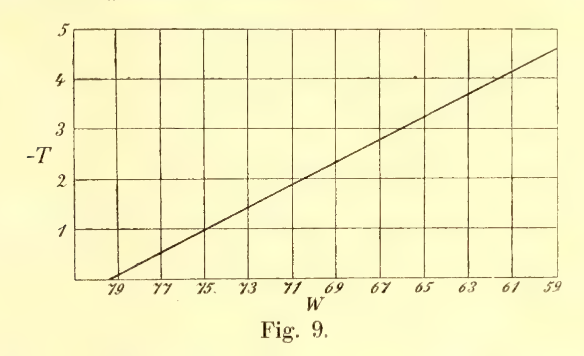


Fig. 9.

Die Kurve geht durch zwei fixe Punkte: bei 0° durch 79,4 und bei — 2,8° durch 67,0. Folglich beträgt die Schmelzwärme bei — 1,2° 74,2 Kalorien und bei — 4,5° 59,8 Kalorien. Wir erhalten aus dieser graphischen Darstellung folgende Tabelle:

T	W	T	W
— 1,2	74,2	— 3,0	66,36
— 1,5	72,89	— 3,5	64,18
— 2,0	70,71	— 4,0	62,00
— 2,5	68,54	— 4,5	59,8

welche die Änderung der Schmelzwärme der Puppensäfte (W) von der Temperatur (T) ergiebt.

b. Abhängigkeit vom Puppenalter.

Wie oben bemerkt, hatte ich Puppen von *Saturnia spini* zur Verfügung, welche ein, zwei und dreimal überwintert hatten, d. h. sie haben sich 1898, 1899 und 1900 verpuppt und lebten im Februar 1901 noch als Puppen.

Diese mehrmals überwinterten Puppen von 1899 ergaben folgende Resultate:

Versuch Nr. XIV. $M = 1{,}708$; $P = 0{,}520$; $S = 1{,}188$; $q = 0{,}69$; $T = -2{,}2°$; $Hg = 1{,}055$ und folglich $M_k = 67{,}932$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 39{,}8;\ S_1 = 56{,}8.$$

Versuch Nr. XV. $M = 1{,}388$; $P = 0{,}460$; $S = 0{,}928$; $q = 0{,}67$; $T = -2{,}9°$; $Hg = 0{,}947$ und folglich $M_k = 60{,}978$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 43{,}9;\ S_1 = 65{,}2.$$

Versuch Nr. XVI. $M = 1,953$; $P = 0,593$; $S - 1,360$; $q = 0,70$; $T = -3,0$; $Hg = 1,192$, folglich $M_k = 76,754$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 39,3;\ S_1 = 55,9.$$

Versuch Nr. XVII. $M = 1,944$; $P = 0,560$; $S = 1,384$; $q = 0,71$; $T = -3,0$; $Hg = 1,283$, folglich $M_k = 82,614$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 42,5;\ S_1 = 59,2.$$

Versuch Nr. XVIII. $M = 2,322$; $P = 0,559$; $S = 1,763$; $q = 0,76$; $T = -3,2^{\circ}$; $Hg = 1,866$, folglich $M_k = 120,154$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 51,7;\ S_1 = 67,7.$$

Versuch Nr. XIX. $M = 2,232$; $P = 0,668$; $S = 1,564$; $q = 0,67$; $T = -4,0$; $Hg = 1,510$ und folglich $M_k = 97,230$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 43,6;\ S_1 = 61,5.$$

Versuch Nr. XX. $M = 1,818$; $P = 0,440$; $S = 1,378$; $q = 0,76$; $T = -4,5$; $Hg = 1,453$ und folglich $M_k = 93,560$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 51,4;\ S_1 = 67,3.$$

Versuch Nr. XXI. $M = 2,073$; $P = 0,636$; $S = 1,437$; $q = 0,69$; $T = -5,3$; $Hg = 1,525$ und folglich $M_k = 98,196$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 47,4;\ S_1 = 67,4.$$

Versuch Nr. XXII. $M = 1,750$; $P = 0,525$; $S = 1,225$; $q = 0,70$; $T = -6,0$; $Hg = 1,383$ und folglich $M_k = 89,053$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 50,9;\ S_1 = 71,7.$$

Versuch Nr. XXIII. $M = 2,130$; $P = 0,696$; $S = 1,434$; $q = 0,67$; $T = -7,2$; $Hg = 1,669$ und folglich $M_k = 107,468$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 50,5;\ S_1 = 73,5.$$

Versuch Nr. XXIV. $M = 1,705$; $P = 0,476$; $S = 1,229$; $q = 0,72$; $T = -8,0$; $Hg = 1,411$, folglich $M_k = 90,856$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 53,3;\ S_1 = 72,7.$$

Versuch Nr. XXV. $M = 1,690$; $P = 0,528$; $S = 1,162$; $q = 0,69$; $T = -8,2$; $Hg = 1,316$, folglich $M_k = 84,738$ Kalorien.
Daraus:

$$M_1 = 50,1;\ S_1 = 70,0.$$

Versuch Nr. XXVI. $M = 2{,}245$; $P = 0{,}668$; $S = 1{,}577$; $q = 0{,}70$; $T = -9{,}8$; $Hg = 1{,}864$, folglich $M_k = 120{,}025$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 53{,}5;\ S_1 = 74{,}4.$$

Versuch Nr. XXVII. $M = 1{,}500$; $P = 0{,}412$; $S = 1{,}088$; $q = 0{,}72$; $T = -12{,}5$; $Hg = 1{,}333$, folglich $M_k = 85{,}833$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 57{,}2;\ S_1 = 77{,}9.$$

Versuch Nr. XXVIII. $M = 2{,}820$; $P = 0{,}790$; $S = 2{,}030$; $q = 0{,}72$; $T = -14{,}8$; $Hg = 2{,}603$ und folglich $M_k = 167{,}610$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 59{,}4;\ S_1 = 80{,}2.$$

Versuch Nr. XXIX. $M = 2{,}554$; $P = 0{,}660$; $S = 1{,}894$; $q = 0{,}74$; $T = -18{,}8$; $Hg = 2{,}454$ und folglich $M_k = 158{,}015$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 61{,}9;\ S_1 = 80{,}8.$$

Stellen wir die erhaltenen Resultate zusammen:

Saturnia spini verpuppt 1899.

Nr. des Versuches	T	M_1	S_1	q
XIV	— 2,2	39,8	56,8	0,69
XV	— 2,9	43,9	65,2	0,67
XVI	— 3,0	39,3	55,9	0,70
XVII	— 3,0	42,5	59,2	0,71
XVIII	— 3,2	51,7 ?	67,7	0,76
XIX	— 4,0	43,6	61,5	0,67
XX	— 4,5	51,4	67,3	0,76
XXI	— 5,3	47,4	67,4	0 69
XXII	— 6,0	50,9	71,7	0,70
XXIII	— 7,2	50.5	73,5	0,67
XXIV	— 8,0	53,3	72,7	0,72
XXV	— 8,2	50,1	70,0	0,69
XXVI	— 9,8	53,5	74,4	0,70
XXVII	— 12,5	57,2	77,9	0,72
XXVIII	— 14,8	59,4	80,2	0,72
XXIX	— 18,8	61,9	80,8	0,74
			Mittel	0,70

Die graphische Darstellung dieser Tabelle (Fig. 8) zeigt, dass, obwohl die Punkte für M_1 und S_1 sehr zerstreut sind, trotzdem der Verlauf der mittleren Kurven A_1 und B_1 den gleichen Charakter besitzt, wie die Kurven für Puppen von 1900; nur scheint der Übergang bei $T = -4{,}5$ mehr abgerundet zu sein.

Gleichzeitig zeigen die gefundenen Punkte, dass die meisten von ihnen auf den Kurven A und B (für Puppen von 1900) liegen; einige liegen unter diesen Kurven und nur sehr selten über denselben.

Die Versuche mit Puppen von 1898 ergaben folgende Resultate:

Versuch XXX. $M = 1,397$; $P = 0,480$; $S = 0,917$; $q = 0,66$; $T = -3,8$; $Hg = 0,910$ und folglich $M_k = 58,596$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 42,1; \; S_1 = 63,1.$$

Versuch XXXI. $M = 1,898$; $P = 0,554$; $S = 1,344$; $q = 0,71$; $T = -5,1$; $Hg = 1,272$ und folglich $M_k = 81,905$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 43,2; \; S_1 = 60,5.$$

Versuch XXXII. $M = 1.579$; $P = 0,482$; $S = 1,097$; $q = 0,69$; $T = -12$; $Hg = 1,253$ und folglich $M_k = 80,682$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 51,1; \; S_1 = 71,5.$$

Versuch XXXIII. $M = 1,638$; $P = 0,509$; $S = 1,129$; $q = 0,69$; $T = -13,8$; $Hg = 1,400$ und folglich $M_k = 90,147$ Kalorien.

Daraus:

$$M_1 = 55,0; \; S_1 = 77,4.$$

Die Zusammenstellung dieser Versuche ergiebt folgende Tabelle:

Saturnia spini verpuppt 1898.

Nr. des Versuches	T	M_1	S_1	q
XXX	— 3,8	42,1	63,1	0,66
XXXI	— 5,1	43,2	60,5	0,71
XXXII	— 12,0	51,1	71,5	0,69
XXXIII	— 13,8	55,0	77,4	0,69
			Mittel	0,69

Die graphische Darstellung dieser Werthe (Fig. 8) zeigt, dass die mittleren Kurven A_2 und B_2 einen ähnlichen Verlauf haben, wie die Kurven A und B, nur liegen sie noch tiefer als die Kurven A_1 und B_1.

Somit kommen wir zu dem allgemeinen Schluss, dass die Schmelzwärme der Puppensäfte mit jedem weiteren Überwintern der Puppe geringer wird, was in erster Linie durch die Wasserabnahme in den Säften zu erklären ist, wie der mittlere Säftekoefficient (q) es auch zeigt (nach einmaligem Überwintern der Puppe ist $q = 0,71$, nach dem zweiten Überwintern $q = 0,70$ und nach dem dritten 0,69).

Da die Punkte, welche die Abhängigkeit M_1 oder S_1 von T darstellen, bei Puppen von 1900 alle auf der Kurve A resp. B liegen, während sie bei den Puppen von 1899 zerstreut und bei den Puppen

von 1898 noch zerstreuter sind, so kann man sagen, dass die individuellen Eigenschaften der Puppen mit jedem Überwintern mehr und mehr zum Ausdruck kommen.

Dass die Kurven A_1 und A_2 resp. B_1 und B_2 ihren Anfang nicht bei — 1,2° nehmen können, wie es für die Kurven A resp. B der Fall ist, geht aus meinen früheren Untersuchungen über die Abhängigkeit des Beginnes der Erstarrung (die Temperatur N) vom Säftekoefficient [1899. 2] hervor. Damals wies ich nach, dass N mit der Abnahme von q tiefer zu liegen kommt.

V. Die Menge der gefrorenen Säfte bei verschiedenen Temperaturen.

Wie es oben sich herausstellte, beginnen die Puppensäfte bei *Saturnia spini* (nach einmaligem Überwintern) durchschnittlich bei $T = -1{,}2^\circ$ zu gefrieren, und der Erstarrungsprocess kann als beendet betrachtet werden, sobald $T = -4{,}5$ sein wird. Folglich ist die Menge der gefrorenen Puppensäfte vor der Temperatur von — 1,2° gleich Null und beträgt bei $-4{,}5 = 100\,\%$.

Die Menge der gefrorenen Säfte bei anderen Temperaturen können wir berechnen unter der Voraussetzung, dass die Größen c_1, c_2 und c_3 sich nicht ändern, und dass die Änderung der Schmelzwärme so stattfindet, wie es die Tabelle im Kapitel IV (a) angiebt. Somit sind diese Berechnungen nur annähernd richtig.

Nehmen wir die Formel D:

$$M_k = Pc_1(T-N) + Mc_2(N+t_1) + c_3(T-N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) + Q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2}$$

wo M_k die Anzahl der Kalorien, welche die Puppe zum Erwärmen von $-T$ auf t_1 gebraucht, bedeutet.

Um von Größen P und M unabhängig zu sein, wollen wir dieselben durch q und S ausdrücken. Da nach der Auseinandersetzung in dem Kapitel A

$$M = P + S \text{ und } S : M = q \text{ sind,}$$

so ergiebt sich

$$M = S : q \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad \alpha)$$

und

$$P = S(1-q) : q \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad \beta)$$

Setzen wir außerdem noch $t_1 = 0$ ein, da die Erwärmung der gefrorenen Puppe bis auf 0° stattfand, so erhalten wir

$$M_k = \frac{S}{q}(1-q)(T-N)c_1 + \frac{S}{q}c_2 N + c_3(T-N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) + Q_1 \cdot \frac{w_1 + w_n}{2}$$

Nehmen wir statt M_k die Größe M_1, d. h. die Anzahl der Kalorien, welche 1 g der Puppe gebraucht, so müssen wir dann $S = 0{,}71$ setzen, da in 1 g der Puppe (nach ihrer einmaligen Überwinterung) nach obiger Berechnung 0,71 g Säfte vorhanden sind. Da aber q auch 0,71 beträgt, so ist $S : q = 1$. Gesetzt, dass $c_1 = 0{,}4$, $c_2 = 0{,}82$, $c_3 = 1{,}0$ und $N = -1{,}2$, so erhalten wir folgende Endformel:

$$M_1 = \frac{Q_1}{2}(w_1 + w_n + 1{,}2 - T) + 0{,}826\,T - 0{,}007 \quad . \; . \; . \quad \text{F)}$$

Daraus ergiebt sich die Menge der gefrorenen Puppensäfte (Q_1) bei der Temperatur T

$$Q_1 = \frac{2(M_1 + 0{,}007 - 0{,}826\,T)}{w_1 + w_n + 1{,}2 - T} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad \text{G)}$$

Die Werthe für w_1 (bei $-1{,}2°$), w_n (bei T) und M_1 entnehmen wir der Tabelle:

T	w	M_1 [1]
— 1,2	74,2	0,0
— 1,5	72,89	17,5
— 2,0	70,71	39,0
— 2,5	68,54	43,2
— 3,0	66,36	45,9
— 3,5	64,18	48,0
— 4,0	62,00	49,4
— 4,5	59,8	50,6

Berechnen wir als Beispiel die Größe Q_1 bei $T = -1{,}5°$. In diesem Falle ist in die Formel G einzusetzen: $w_1 = 74{,}2$ (bei allen weiteren Berechnungen stets konstant), $w_n = 72{,}89$, $M_1 = 17{,}5$.

Dann ergiebt sich

$$Q_1 = 0{,}222 \text{ g}.$$

Da $S = 0{,}71$ g und $Q_1 = 0{,}222$ g sind, so ist, in Procenten ausgedrückt,

$$Q_1 = 31{,}3\,\%.$$

Auf gleiche Weise lassen sich Q_1 bei anderen in der Tabelle enthaltenen Temperaturen berechnen. Wir erhalten dann folgende Größen:

---

[1] Die Werthe für M_1 sind der graphischen Darstellung (Fig. 8) entnommen, und zwar der Kurve A.

T	Q_1	
	pro 1 g der Puppe	in Procenten der Säfte (S = 100 %)
— 1,2	0,0 g	0.0 %
— 1,5	0.222	31,3
— 2,0	0,518	73,0
— 2,5	0,582	82,0
— 3,0	0,626	88,2
— 3,5	0,663	93,4
— 4,0	0,689	97,0
— 4,5	0,717	100,0

Daraus ist ersichtlich, dass die gefrorene Menge der Säfte in der Puppe Anfangs sehr stark zunimmt und bereits bei — 2,0° 73 % erreicht.

VI. Das Verhalten der Puppen unter — 4,5°.

Wie wir gesehen haben, gefrieren alle wässerigen Puppensäfte bei — 4,5°. Kühlt man die Puppe noch weiter ab, so verläuft die Kurve A resp. B anders als vorher, und es ist zu vermuthen, dass, wenn in der Puppe dabei nichts mehr zu gefrieren ist, die erwähnten Kurven nur die specifische Wärme der Puppe (Kurve A) resp. der erstarrten Säfte in sich einschließen.

Um diese Vermuthung zu prüfen, nehmen wir zwei Punkte unter — 4,5°, welche auf den Kurven A und B (Fig. 8) symmetrisch liegen, d. h. von den individuellen Verschiedenheiten der Puppenbestandtheile möglichst frei sind. Solche zwei Punkte liegen z. B. bei Temperaturen — 6,7° und — 16,3°.

Dann haben wir für die Kurve B:

bei — 6,7° . . . . S_1 = 73,1 Kalorien
» — 16,3° . . . . S_1 = 81,9 »
9,6° 8,8 Kalorien

d. h. einer Differenz von 9,6° entsprechen 8,8 Kalorien. Ist die specifische Wärme der Puppensäfte c_3, so verliert 1 g der Säfte, um sich von — 6,7° bis auf — 16,3° abzukühlen, $1 \cdot c_3 \cdot 9,6$ Kalorien oder 8,8 Kalorien. Somit haben wir

$$9,6 \cdot c_3 = 8,8$$

und daraus

$$c_3 = 0,917.$$

Diese Zahl steht sehr nahe zu der specifischen Wärme der Puppensäfte, welche in den oben angeführten Versuchen zu 1,01 berechnet wurde. Nun entspricht 1,01 der specifischen Wärme der

flüssigen, die Zahl 0,917 aber der festen Säfte. Es fragt sich, ob die zweite Zahl (0,917) wahrscheinlich sei.

Es ist bekannt, dass die specifische Wärme des reinen Eises 0,5 beträgt; daraus folgt, dass die gefrorenen Säfte kein reines Eis darstellen können. Da nun der größte Theil der Säfte unzweifelhaft auf Wasser fällt, so müssen die Säfte solche Stoffe in sich enthalten, welche beim Ausfrieren des Wassers die specifische Wärme des Eises bedeutend erhöhen können und zwar fast um das Doppelte.

Solche Stoffe (im flüssigen Zustande) sind meines Wissens in der Physiologie nicht bekannt. Es bleibt uns somit nur übrig, Substanzen zu suchen, welche zusammen mit Wasser erstarren und dabei die specifische Wärme der Säfte vergrößern. Diese Bedingung ist nothwendig, um die Verminderung der specifischen Wärme der Säfte, welche beim Bilden des Eises entsteht, möglichst zu kompensiren. Solche Stoffe, wenn in Puppensäften vielleicht auch nicht vorhanden, sind bekannt. So z. B. fand Person [13] die specifische Wärme des flüssigen gelben Wachses zu 0,499 und des festen zu 1,72.

Auf diese Weise erscheint es möglich, dass auch die erstarrten Puppensäfte die specifische Wärme, welche ihnen im flüssigen Zustande eigen ist, annähernd beibehalten können.

Wenden wir uns zur Berechnung der specifischen Wärme der Puppen für die gewählten Punkte auf der Kurve A.

Wir haben da:

bei — 6,7°	. . . . M_1	= 52,4 Kalorien
» —16,3°	. . . . »	= 60,5 »
9,6°		8,1 Kalorien.

Ist die specifische Wärme der Puppe (sammt den Säften) c_2, so verliert 1 g der Puppe, um sich von — 6,7° bis auf — 16,3° abzukühlen, $1 \cdot c_2 \cdot 9,6$ Kalorien oder 8,1.

Wir haben daher:

$$9,6 \cdot c_2 = 8,1$$

oder

$$c_2 = 0,84.$$

Diese Zahl steht wirklich sehr nahe zu der specifischen Wärme der Puppe, welche aus oben mitgetheilten Versuchen = 0,82 ist. Dass die Puppe dabei bereits erstarrte Säfte besitzt, wurde so eben besprochen, und die dadurch entstehende Verminderung der specifischen Wärme beseitigt.

Also diese Berechnungen bestätigen die Vermuthung, dass in der Puppe bei der Abkühlung tiefer als bis zu — 4,5° nichts mehr ge-

friert, da alles Flüssige bereits bei — 4,5° erstarrte. Trotzdem möchte ich auf einen Umstand dabei aufmerksam machen.

H. Rödel [19] beobachtete das Erstarren der geköpften Raupe und fand Folgendes: »Zuerst erstarrte der Inhalt des Darmtractus und die Gefäßschicht, nach einer Stunde (die Temperatur war mittlerweile auf — 4° gesunken) erwies sich das Hautparenchym fest und die Fettschicht noch ungefroren. Erst eine Verminderung der Temperatur auf — 10° C. brachte sie zum Gefrieren, dieselbe Behandlung führte auch den Tod unversehrter Exemplare herbei« (p. 199). Daraus folgt, dass die Fettschicht bei — 4° nicht gefriert, sondern zwischen — 4° und — 10°. Es ist also möglich, dass nicht ein problematischer, im Blute sich befindender Stoff beim Festwerden die specifische Wärme des Saftes, welche durch die Eisentstehung vermindert wird, wieder erhöht, sondern dass diese Verminderung durch die Schmelzwärme der Fettschicht kompensirt wird.

Künftige kalorimetrische Versuche sollen diese Frage lösen; hier sei nur kurz bemerkt, dass die Kurven *A* und *B* unter — 5° eine gerade Linie darstellen, welche bei ca. — 10° eine Biegung nach unten erleiden sollte, falls bei dieser Temperatur der Erstarrungsprocess beendigt wäre; dies findet aber nicht einmal bei — 20° statt. Vielleicht dauert dieser Process bei Puppen länger als bei Raupen.

Neuberechnung der kalorimetrischen Werthe für Puppen von Deilephila euphorbiae.

Im Kapitel A wurde die Erscheinung, dass die Puppensäfte nicht bei sehr tiefen Temperaturen, sondern alle bereits bei — 4° bis — 5° erstarren, nicht sofort erkannt, und desshalb sind alle Berechnungen der erstarrten Säftemenge (Q_1) in Puppen von *Deilephila euphorbiae* unter der Annahme ausgeführt worden, dass die mittlere Schmelzwärme der Säfte 75 Kalorien betrage. Obwohl diese Berechnungen zu einigen allgemeinen Resultaten geführt haben, so waren die berechneten Werthe für Q_1 nur annähernd richtig.

Im Folgenden wird sowohl die Schmelzwärme wie auch die erstarrte Säftemenge in Puppen von *Deilephila euphorbiae* neu berechnet, zu welchem Zwecke zuerst folgende ergänzende Versuche anzuführen sind[1]:

---

[1] Alle diese Versuche sind mittels des Wasserkalorimeters (Mischungsmethode), welches im Kapitel A beschrieben ist, angestellt worden. Der Wasserwerth des Kalorimeters betrug dabei, wie früher, 3,067.

Versuch Nr. 47. (8. VI. 1900.) $M = 2{,}405$; $P = 0{,}696$; $S = 0{,}711$; $q = 0{,}71$. Die Puppe wurde in die Temperatur von $-19{,}5^\circ$ gebracht und lag in diesem Luftbade $z = 4$ Stunden. Die Endtemperatur betrug $T = -17{,}3^\circ$. Darauf wurde sie ins Kalorimeter gebracht, dabei betrugen: $p^1 = 27{,}00$; $t_0 = 18{,}6^\circ$; $t_1 = 13{,}1^\circ$.

Die Kalorien, welche dabei die ganze Puppe (M) beim Erwärmen von $-T$ bis auf t_1 gebrauchte, seien $M^1{}_k$, welche Größe sich aus dem ersten Theil der Gleichung D berechnen lässt, und zwar

$$(t_0 - t_1)\,(p^1 + 3{,}067) = M^1{}_k.$$

Daraus $M^1{}_k = 165{,}368$ Kalorien.

Versuch Nr. 48. (8. VI. 1900.) $M = 2{,}083$; $P = 0{,}632$; $S = 1{,}451$; $q = 0{,}70$; die Anfangstemperatur $-19{,}5$; die Endtemperatur nach 5 Stunden $T = -15{,}0^\circ$. Dabei betrugen: $p^1 = 26{,}745$; $t_0 = 18{,}3^\circ$; $t_1 = 13{,}6^\circ$.

Daraus $M^1{}_k = 140{,}116$ Kalorien.

Versuch Nr. 49. (8. VI. 1900). $M = 2{,}465$; $P = 0{,}635$; $S = 1{,}830$; $q = 0{,}74$; die Anfangstemperatur $-19{,}5^\circ$; die Endtemperatur nach 6 Stunden $T = -13{,}0^\circ$. Dabei betrugen: $p^1 = 29{,}265$; $t_0 = 18{,}6^\circ$; $t_1 = 13{,}7^\circ$.

Daraus $M^1{}_k = 158{,}427$ Kalorien.

Versuch Nr. 50. (8. VI. 1900.) $M = 2{,}300$; $P = 0{,}625$; $S = 1{,}675$; $q = 0{,}73$; die Anfangstemperatur $-19{,}5^\circ$; die Endtemperatur nach $6\,{}^1/_2$ Stunden $T = -12{,}0^\circ$. Dabei betrugen: $p^1 = 29{,}11$; $t_0 = 16{,}5$; $t_1 = 12{,}4$.

Daraus $M^1{}_k = 131{,}926$ Kalorien.

Versuch Nr. 51. (25. V. 1900.) $M = 2{,}305$; $P = 0{,}425$; $S = 1{,}880$; $q = 0{,}81$; die Anfangstemperatur -19°, die Endtemperatur nach $3\,{}^3/_4$ Stunden $T = -10^\circ$. Dabei betrugen: $p^1 = 26{,}23$; $t_0 = 15{,}1^\circ$; $t_1 = 10{,}4^\circ$.

Daraus $M^1{}_k = 137{,}696$ Kalorien.

Wollen wir die erhaltenen $M^1{}_k$ Kalorien auf 1 g der lebenden Puppe reduciren, dann müssen wir $M^1{}_k$ durch M dividiren, d. h.

$$M^1{}_k : M = M^1{}_1.$$

Ziehen wir von $M^1{}_k$ die Kalorien ab, welche der trockenen Puppe (P) eigen sind, d. h. die Größe

$$P.\ c_1\ (t_0 - t_1)$$

wo c_1 die specifische Wärme der trockenen Puppe bedeutet, — eine Größe, welche aus den Untersuchungen (im Kapitel A) zu 0,5 berechnet wurde, — so erhalten wir die Anzahl der Kalorien, welche nur die Puppensäfte (S) beim Erwärmen von $-T$ bis auf t_1 gebrauchten, d. h.

$$M^1_k - P\,c_1\,(t_0 - t_1) = S^1_k$$

Dividiren wir S^1_k durch S, so reduciren sich diese Kalorien auf 1 g der Puppensäfte und wir erhalten

$$S^1_k : S = S^1_1.$$

Um die Größen für M^1_1 und S^1_1 mit denjenigen für Puppen von *Saturnia spini* vergleichen zu können, muss man die Kalorien berechnen, welche die Puppe (M) resp. ihre Säfte (S) zum Erwärmen nicht von $-T$ bis auf t_1, sondern von $-T$ bis auf 0° gebrauchen, d. h. man muss die Kalorien M^1_1 resp. S^1_1 um $(t_1 - 0)\,c_2$ bzw. um $(t_1 - 0)\,c_3$ Kalorien vermindern, wobei c_2 die specifische Wärme der lebenden Puppe und c_3 diejenige ihrer Säfte bedeutet. Somit erhalten wir die Endformeln:

$$M^1_1 - t_1\,c_2 = M_1$$

und

$$S^1_1 - t_1\,c_3 = S_1$$

dabei wird angenommen, wie die mittleren Werthe der Tabelle auf p. 566 ergeben, dass $c_2 = 0{,}85$ und $c_3 = 0{,}95$ sind.

Wir erhalten auf diese Weise sowohl aus den hier angeführten, wie auch aus den früheren Versuchen folgende Tabelle:

Puppen von *Deilephila euphorbiae.*

Nr. des Versuches	Datum	T	M_1	S_1	q
29	26. V. 1900	—20,5	56,8	75,1	0,74
18	26. V. »	—19,0	50,8	62,5 ?	0,78
24	25. V. »	—18,5	56,6	73,2	0,74
47	8. VI. »	—17,3	57,7	78,0	0,71
20	12. IV. »	—16,0	60,5	80,2	0,73
48	8. VI. »	—15,0	55,6	77,4	0,70
49	8. VI. »	—13,0	52,7	68,9	0,74
46	12. IV. »	—12,3	54,4	76,6	0,69
50	8. VI. »	—12,0	47,1	62,3	0,73
51	25. V. »	—10,0	50,9	60,7	0,81
31	12. IV. »	— 8,4	61,2 ?	60,2	0,86
44	25. IV. »	— 7,5	53,0	69,1	0,76
32	13. IV. »	— 6,3	50,0	63,7	0,77
33	13. IV. »	— 4,9	45,3	57,7	0,77
34	13. IV. »	— 4,3	46,0	59,7	0,76
43	25. IV. »	— 3,1	49,4	66,6	0,74
42	25. IV. »	— 3,0	47,4	61,3	0,77
35	13. IV. »	— 2,7	44,5	57,0	0,77

Nr. des Versuches	Datum	T	M_1	S_1	q
41	25.IV.1900	— 2,0	40,7	57,8	0,73
40	25. IV. »	— 2,0	37,4	49,8	0,75
36	13. IV. »	— 1,1	37,7	50,9	0,76
45	12. IV. »	— 1,1	31,6	39,6	0,79

Aus dieser Tabelle, in welcher die Temperaturen T nach der absteigenden Reihe geordnet sind, ist ersichtlich, dass obwohl M_1 resp. S_1 mit der Abnahme der Temperatur T abnehmen, diese Abnahme dennoch nicht ganz regelmäßig stattfindet, so z. B. ist S_1 bei $T = -17{,}3^\circ$ kleiner als bei $T = -16{,}0^\circ$, M_1 bei $T = -4{,}9^\circ$ ist kleiner als bei $T = -3{,}1^\circ$ etc. Diese Unregelmäßigkeiten haben ihren Grund, wie bereits im Kapitel A erwähnt worden, in der Verschiedenheit des Entwicklungsstadiums der Puppen; in Folge dessen ändert sich sowohl der Säftekoefficient (q), wie auch die specifische Wärme der Säfte und vielleicht auch der trockenen Puppe, welche Größen in die Berechnung von M_1 resp. S_1 hineinkommen.

Wir wollen somit aus dieser Tabelle nur diejenigen Größen für S_1 in Betracht ziehen, welche mit der Abnahme der Temperatur T regelmäßig abnehmen, und für welche q einen und denselben Werth hat, z. B. bei $q = 0{,}74$. Wir erhalten dann folgende passende Werthe:

Datum	T	S_1	q
26. V.	— 20,5	75,1	0,74
25. V.	— 18,5	73,2	0,74
8. VI.	— 13,0	68,9	0,74

Graphisch dargestellt, ergiebt sich die Abhängigkeit S_1 von T als eine gerade Linie D (Fig. 8), welche der Kurve B für Puppen von *Saturnia spini* parallel verläuft. Der Verlauf dieser Kurve nach links muss unbedingt eine starke Änderung erleiden, damit die Kurve ihren Anfang bei $T = -1^\circ$ nehmen könne. Man kann mit großer Wahrscheinlichkeit sagen, dass die Änderung im Verlaufe der Kurve nach links zwischen -4° und -5° stattfindet. Die Gründe zu dieser Vermuthung sind folgende: Erstens, erleidet eine solche Änderung die Kurve B, obwohl für andere Species, auch bei $-4{,}5^\circ$, und zweitens, sind mehrere Punkte, wenn auch für andere Größen von q, vorhanden, welche den Verlauf der gesuchten Kurve ungefähr andeuten, z. B. der Punkt für $q = 0{,}77$ bei $S_1 = 63{,}7$ und $T = -6{,}3^\circ$, dann für $q = 0{,}76$ bei $S_1 = 59{,}7$ und $T = -4{,}3^\circ$,

ferner für $q = 0{,}77$ bei $S_1 = 57{,}0$ und $T = -2{,}7^\circ$, für $q = 0{,}73$ bei $S_1 = 57{,}8$ und $T = -2{,}0^\circ$, und schließlich für $q = 0{,}75$ bei $S_1 = 49{,}8$ und $T = -2{,}0^\circ$ (alle diese Punkte sind in der Fig. 8 mit Sternen bezeichnet worden).

Wenn wir auf diese Weise wissen, dass alle Puppensäfte von *Deilephila euphorbiae* bei -4° gefrieren, so ist es leicht, die mittlere Schmelzwärme (w_m) der Puppensäfte von *Deilephila euphorbiae* zu bestimmen und zwar aus der Formel D_1, welche lautet:

$$M^1{}_k = Pc_1(T-N) + Mc_2(N+t_1) + c_3(T-N)\left(S - \frac{Q_1}{2}\right) + Q_1\left(\frac{w_1 + w_n}{2}\right).$$

Da bei der Temperatur $T = -4^\circ$ kein Versuch angestellt wurde, benutzten wir zur Berechnung von w_m die Werthe des naheliegenden ($T = -4{,}3^\circ$) Versuches Nr. 34.

Dabei sind: $M = 2{,}160$; $P = 0{,}510$; $S = 1{,}650$; $T = -4{,}3^\circ$; $M^1{}_k = 99{,}36$ (ergiebt sich durch die Multiplikation des Werthes $M_1 = 46{,}0$ für den Versuch Nr. 34 in der Tabelle auf p. 615 mit $M = 2{,}160$), $N = -1{,}2^\circ$, $t_1 = 0{,}0^\circ$, $c_1 = 0{,}5$, $c_2 = 0{,}85$, $c_3 = 0{,}95^\circ$, (für c_2 und c_3 sind die mittleren Werthe aus der Tabelle auf p. 566 eingesetzt). Außerdem, da alle Säfte bei $-4{,}3^\circ$ als erstarrt zu betrachten sind, ist $Q_1 = 100\,\% = S = 1{,}65$.

Nach der Einsetzung dieser Größen in die obige Formel ergiebt sich

$$w_m = \left(\frac{w_1 + w_n}{2}\right) = \left(\frac{w_{-1,2} + w_{-4,3}}{2}\right) = 57{,}1 \text{ Kalorien.}$$

Derselbe Werth für w_m wird erhalten, wenn wir ihn, nur von S ausgehend, berechnen und zwar:

Dem Versuche Nr. 34 in der Tabelle auf p. 615 entsprechend S_1 59,7 Kalorien. Weil S_1 nur Puppensäfte und zwar 1 g derselben darstellt, so werden die auf der p. 572 besprochenen Processe nur auf die Punkte a, b und c sich beschränken, d. h. es kommen nur die Formeln a und b unverändert in Betracht und in der Formel e muss M durch S_1 und c_2 durch c_3 ersetzt werden. Der erste Theil der Gleichung D wird durch S_1 ersetzt. Wir erhalten auf diese Weise:

$$S_1 = \overbrace{Q_1\frac{w_1 + w_n}{2}}^{a} + \overbrace{c_3 Q_1\left(\frac{T-N}{2}\right)}^{b} + \overbrace{Sc_3(N-0)}^{e} \quad \ldots\ldots\ldots D_2)$$

Da $T = -4{,}3^{\circ}$, $N = -1{,}2^{\circ}$, $c_3 = 0{,}95$, $Q = 100\,\% = S_1$, $S_1 = 59{,}7$, $S = 1$ g, so ist

$$\frac{w_1 + w_n}{2} = \frac{w_{-1,2} + w_{-4,3}}{2} = w_m = 75{,}1.$$

Somit beträgt die mittlere Schmelzwärme der wässerigen Puppensäfte von *Deilephila euphorbiae* 57 Kalorien.

Nimmt die Schmelzwärme mit der Erniedrigung der Temperatur proportional ab, so können wir ihre Abhängigkeit von der Temperatur aus einer graphischen Darstellung finden, wobei die Ordinate die Schmelzwärme und die Abscisse die Temperatur bedeuten. Die Kurve geht zunächst durch zwei feste Punkte: durch einen mit der Abscisse = 0 und der Ordinate = 79,4 (Schmelzwärme des reinen Eises) und durch den zweiten mit der Abscisse = — 2,75 (die mittlere Temperatur von $N = -1{,}2^{\circ}$ und $T = -4{,}3^{\circ}$) und der Ordinate = 57 (die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte). Wir erhalten aus einer solchen graphischen Darstellung folgende Tabelle:

T	w	T	w
— 1,1°	70,6	— 3,0	55,0
— 1,2	69,7	— 3,5	51,0
— 1,5	67,3	— 4,0	47,0
— 2,0	63,3	— 4,3	44,5
— 2,5	59,2		

Es ist interessant, hier auf die Bestätigung der Vermuthung hinzuweisen, welche am Schlusse des Kapitels *A* ausgesprochen wurde. Die Abhängigkeit der gefrorenen Saftmenge vom Säftekoefficient führte dort zur Annahme, dass die Schmelzwärme der Puppensäfte von *Deilephila euphorbiae* bei $T = -1{,}1^{\circ}$ größer sein muss als 70,5 und kleiner als 77,7 Kalorien. Wie die eben so angeführte Tabelle ergiebt, beträgt die gesagte Schmelzwärme bei — 1,1° wirklich mehr als 70,5 und zwar 70,6 Kalorien.

Die gefrorene Saftmenge bei verschiedenen Temperaturen lässt sich berechnen aus der Formel D_2, wenn wir in dieselbe einsetzen: $N = -1{,}1$, $c_3 = 0{,}95$, $w_1 = 70{,}6$, $S = 1$ g.

Wir erhalten dann

$$S_1 = Q_1 \cdot \frac{70{,}6 + w_n}{2} + 0{,}95 \left(\frac{T - 1{,}1}{2}\right) Q_1 + (1 + Q_1)\, 0{,}95 \cdot 1{,}1$$

oder

$$Q_1 = \frac{S_1 - 1{,}045}{\frac{70{,}6 + w_n}{2} + 0{,}95 \cdot \left(\frac{T - 1{,}1}{2}\right) - 1{,}045}$$

Die Werthe für S_1 bei der Temperatur T entnehmen wir aus der entsprechenden Kurve (Fig. 8) und w_n aus der oben angeführten Tabelle bei der Temperatur T.

Es ergiebt sich auf diese Weise folgende Tabelle:

T	S_1 in Kalorien	Q_1 in %	Q_1 in % korrigirt
—1,1°		0,0	0,0
—1,5	23,0	32	31
—2,0	52,0	77	74
—2,5	56,2	86	83
—3,0	58,4	91	87
—3,5	60,0	96	92
—4,0	61,0	101	97
—4,3	61,4	104	100

Da der Punkt auf der Kurve S_1 (Fig. 8) etwas höher liegt, als der Versuch Nr. 34 angiebt, so ist auch Q_1 bei 4,3° größer als 100% ausgefallen; desshalb sind in der nächsten Kolonne korrigirte Werthe für Q_1 angeführt, welche alle proportional vermindert sind.

Vergleiche der mit Puppen von Deilephila euphorbiae und Saturnia spini erhaltenen Resultate unter sich.

a. Specifische Wärme.

Wie die Versuche mit Puppen von *Deilephila euphorbiae* ergaben, beträgt die specifische Wärme der wasserfreien Puppe dieser Species 0,50. Dieselbe Größe für Puppen von *Saturnia spini* beträgt 0,40, d. h. um 20% weniger.

Die specifische Wärme der lebenden Puppen von *Deilephila euphorbiae* variirt je nach dem Säftekoefficient und beträgt im Durchschnitt $c_2 = 0{,}85$ und $c_3 = 0{,}95$, wobei die Variationen für c_2 zwischen 0,73 und 0,94 und für c_3 zwischen 0,80 und 1,09 stattfinden. Bei Puppen von *Saturnia spini* ist $c_2 = 0{,}83$ (variirt zwischen 0,80 und 0,86) und $c_3 = 1{,}01$ (variirt zwischen 0,97 und 1,06). Also man kann sagen, dass diese Größen für beiderlei Arten dieselben sind.

Auch für andere Arten unterscheiden sich c_3 und c_2 von denjenigen für *Deilephila euphorbiae* und *Saturnia spini* fast nicht.

So betrug die specifische Wärme der lebenden Puppe von *Sphinx ligustri* im Anfang März (Kapitel *A*) $c_2 = 0{,}90$ und die specifische Wärme ihrer Säfte berechnet sich zu $c_3 = 1{,}07$.

Außerdem stellte ich einen Versuch mit der Puppe von *Saturnia pyri* an. Nach der Entfernung des Gespinstes wurde die Puppe am

17, IV in ein Reagenzglas gebracht und in die Kältemischung gestellt; nach 140 Minuten wurde sie im Kalorimeter (Mischungsmethode) untersucht. Dabei betrugen: $p^1 = 20{,}00$, $t_0 = 15{,}6$, $t_1 = 11{,}7$, $T = -4{,}9$, $M = 6{,}415$, $P = 1{,}807$, $S = 4{,}508$, $q = 0{,}73$.

Aus der Formel A ergiebt sich $c_2 = 0{,}84$ und aus der Formel 5 $c_3 = 0{,}97$.

Es scheint somit, dass Puppenspecies, welche ein festes Gespinst und kein solches verfertigen, die gleichen specifischen Wärmen (sowohl c_3, wie auch c_2) haben.

b. Schmelzwärme.

Die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte von *Saturnia spini*, welche nur einmal überwintert hat, beträgt, wie die Versuche ergeben, 67 Kalorien und von *Deilephila euphorbiae* nur 57 Kalorien, d. h. um ca. 15 % weniger.

Die Abhängigkeit der Schmelzwärme (w) von der Temperatur (T) ist aus folgender Tabelle ersichtlich:

T	w		Differenz in %
	Deilephila euphorbiae	*Saturnia spini*	
—1,2	69,7	74,2	6
—1,5	67,3	72,9	8
—2,0	63,3	70,7	11
—2,5	59,2	68,5	14
—3,0	55,0	66,4	17
—3,5	51,0	64,2	20
—4,0	47,0	62,0	24
—4,5	44,5	59,8	26

Daraus ist ersichtlich, dass die Differenz zwischen Schmelzwärmen beider Species mit der Erniedrigung der Temperatur zunimmt, und im Moment, als alle Säfte gefrieren, 26 % beträgt.

Wie die Versuche ergeben, wird die Schmelzwärme der Puppensäfte von *Saturnia spini* mit jedem weiteren Überwintern geringer. Da dieselbe bei Puppen von *Deilephila euphorbiae* bald vor dem Ausschlüpfen der Schmetterlinge im Durchschnitt um 15 % geringer ist als bei *Saturnia spini* nach einmaligem Überwintern, so kann man vermuthen, dass die Schmelzwärme der Puppensäfte bald vor dem Ausschlüpfen der Schmetterlinge bei beiden Species nahe dieselbe ist.

Diese Vermuthung wird auch wirklich durch die specifische Wärme der mehrmals überwinternden Puppen bestätigt. Und in der That, aus der Kurve S_1 (Fig. 8) für Puppen von *Saturnia spini*,

welche zweimal überwintert haben (1898) beträgt S_1, als alle Säfte gefroren waren, d. h. bei $T = -4{,}5^\circ$, 66 Kalorien. Aus der Formel D_2, wo $N = -1{,}2$, $Q_1 = S = 1$, $c_3 = 1{,}0$, $T = -4{,}5$, geht hervor, dass

$$w_m = S_1 - \frac{T - 1{,}2}{2} = 64{,}35 \text{ Kalorien.}$$

Für dieselben Puppen, welche dreimal überwintert haben (1898) ist keine Kurve für S_1 vorhanden, desshalb nehmen wir einander naheliegende Temperaturen $-3{,}8$ und $-5{,}1$, bei welchen S_1 63,1 resp. 60,5 beträgt. Das arithmetische Mittel dieser Temperaturen $\frac{-3{,}8 - 5{,}1}{2} = -4{,}45^\circ$ liegt bei der Temperatur, bei welcher alle Puppensäfte gefrieren. Das arithmetische Mittel von 63,1 und 60,5 beträgt 61,8 Kalorien. Setzen wir in die Formel

$$w_m = S_1 - \frac{T - 1{,}2}{2}$$

$S_1 = 61{,}8$ und $T = -4{,}45$, so erhalten wir $w_m = 60{,}15$ Kalorien.

Ziehen wir den Werth $w_m = 67{,}0$, welcher für dieselben Puppen nach einmaligem Überwintern (1900) bereits früher berechnet wurde, in Betracht, so erhalten wir die mittlere specifische Wärme für die Puppensäfte von *Saturnia spini*:

				Diff.
nach	einmaligem	Überwintern	$w_m = 67{,}00$	
				2,65
»	zweimaligem	»	» $= 64{,}35$	
				4,20
»	dreimaligem	»	» $= 60{,}15$	

d. h. die Größe w_m nimmt mit jedem Überwintern ab und zwar ungefähr nach der geometrischen Progression.

Da diese Versuche im Februar angestellt wurden, so würde die Größe w_m Ende April bis Anfang Mai, also kurz vor dem Ausschlüpfen der Falter, noch geringer ausfallen und folglich dem Werthe $w_m = 57$ Kalorien für Puppen von *Deilephila euphorbiae* sehr nahe kommen. Dieser Werth (57) ist für diese letztere Puppen aber dann erhalten worden, als das Ausschlüpfen von Schmetterlingen bereits begonnen hatte. Gestützt darauf kann man sagen, dass die Schmelzwärme der Puppensäfte um so geringer ist, je weiter die gegebene Puppe in ihrer Entwicklung vorgeschritten ist.

Die bei verschiedenen Temperaturen gefrorene Saftmenge (Q_1) ist bei beiden der untersuchten Puppenspecies dieselbe, wie die folgende Zusammenstellung ergiebt:

T	Q_1 in %		T	Q_1 in %	
	Deilephila euphorbiae	*Saturnia spini*		*Deilephila euphorbiae*	*Saturnia spini*
— 1,5	31	31	— 3,5	92	93
— 2,0	74	73	— 4,0	97	97
— 2,5	83	82	— 4,5	100	100
— 3,0	87	88			

Aus dieser Tabelle ergiebt sich, dass obwohl von den Puppensäften von *Saturnia spini* nach einmaligem Überwintern dieselbe Menge (Q_1) bei einer gegebenen Temperatur gefriert, wie auch bei Puppen von *Deilephila euphorbiae*, die Zeit, welche zu diesem Gefrieren nöthig ist, verschieden für beide Species ist. Das Gefrieren dauert bei Puppen von *Saturnia spini* länger, als bei *Deilephila euphorbiae*, da die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte bei ersterer Art größer als bei letzterer ist. Dieses Resultat ist unabhängig von der Puppengröße und ihrem Gespinst. Werden auch diese Faktoren in Betracht gezogen, so wird die gesagte Zeit für Puppen von *Saturnia spini* noch größer sein.

Wir kommen somit zum Schlusse, dass die größere Schmelzwärme der Puppensäfte, welche ihnen vor und während des Überwinterns eigen ist, als nach dem Überwintern, den Puppen zu Gute kommt, indem sie den tödlichen Punkt k_2 (vide p. 562 in der Abhandlung 2) langsamer erreichen können.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Untersuchung führt uns zu folgenden Hauptresultaten:

1) Die specifische Wärme der wasserlosen Puppen (c_1) beträgt 0,5 (bei *Deilephila euphorbiae*) bis 0,4 (bei *Saturnia spini*).

2) Die specifische Wärme der lebenden Puppen (c_2) nimmt mit dem Fortschreiten der Entwicklung ab und beträgt bei untersuchten Puppen im Durchschnitt 0,83. Sie variirt bei *Deilephila euphorbiae* von 0,73 bis 0,94 und bei *Saturnia spini* von 0,80 bis 0,86.

3) Die specifische Wärme der wässerigen Puppensäfte c_3 variirt bei *Deilephila euphorbiae* von 0,80 bis 1,09 und bei *Saturnia spini* von 0,97 bis 1,06 und wird durch die Formel

$$c_3 = \frac{c_2 - c_1}{q} + c_1$$

ausgedrückt, in welcher q den Säftekoefficient der Puppe bedeutet.

4) Die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte beträgt bei

Deilephila euphorbiae 57 Kalorien. Dieselbe Größe beträgt bei Puppen von *Saturnia spini* 67 Kalorien nach dem ersten Überwintern, 64,3 Kalorien nach dem zweiten und 60,1 nach dem dritten Überwintern. Man kann also sagen, dass die mittlere Schmelzwärme der Puppensäfte um so geringer ist, je weiter die gegebene Puppe in ihrer Entwicklung vorgeschritten ist.

5) Die wässerigen Puppensäfte gefrieren vollständig bei ca. — 4,5°. Einer bestimmten Minus-Temperatur entspricht auch eine bestimmte Menge der gefrorenen Säfte, welche sowohl für Puppen von *Deilephila euphorbiae*, wie auch von *Saturnia spini* bei — 1,5° 31%, bei — 2,0° 73%, bei — 3,0° 88%, und bei — 4,0° 97% beträgt. *Deilephila euphorbiae*-Puppe bei — 19° in die Temperatur von 0° gebracht, thaut nach 1 Stunde vollständig auf.

6) Die gefrorene Saftmenge (Q_1) hängt außer von der Temperatur noch vom Säftekoefficient (q) ab: je größer q ist, desto kleiner ist Q_1 (bei einer und derselben Temperatur).

7) Die Anfangstemperatur des Gefrierens der Puppensäfte liegt im Allgemeinen etwas unter — 1°, wenn kein Unterkalten stattfinden würde.

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, hier meinen herzlichen Dank Herrn Dr. Paul Leverkühn, Direktor der wissensch. Institute und der Bibliothek S. K. H. des Fürsten von Bulgarien, für die freundliche Korrektur dieser Abhandlung auszusprechen.

Sophia, im November 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. P. Bachmetjew, Über Insektensäfte. O. Krancher's Entomolog. Jahrbuch. IX. (1900.) p. 114-124. 1899.
2. P. Bachmetjew, Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. (4.) p. 521—604. 1899.
3. P. Bachmetjew, Die Abhängigkeit des krit. Punktes bei Insekten von deren Abkühlungsgeschwindigkeit. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. p. 529—550. 1900.
4. P. Bachmetjew, Das vitale Temperaturminimum der Thiere mit wechselnder Temperatur des Blutes. I. Insekten. Arch. des scienc. biolog. publiées par l'Instit. Impér. de médecine expérim. à St. Pétersbourg. VIII. No. 3. p. 239—261. 1900. (Édition russe.)
5. P. Bachmetjew, Experimentelle entomologische Studien. I. Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig 1901.
6. Wilhelm Blasius, Über die Gesetzmäßigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachs. Raupe an bis zu dem des entwickelten Schmetterlings. Diese Zeitschr. XVI. (1.) p. 135—177. 1866.

7. A. A. Golubajew, Beobachtungen über den Gewichtsverlust der Kokons mit nicht- und abgestorbenen Puppen. Arbeiten der kaukasischen Seidenzucht-Station. Jahrg. 1890. Bd. III. p. 241—250. Tiflis 1892. (Russisch.)
8. D. Hermann u. Leonard Landois, Über die numerische Entwicklung der histologischen Elemente des Insektenkörpers. Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865.
9. O. v. Linstow, Über die Zu- und Abnahme des Gewichtes der Seidenraupe in ihren verschiedenen Ständen. Corresp.-Bl. d. zool.-mineral. Vereins Regensburg. 23. Jahrg. p. 43—45. 1869.
10. Lorenz, Wiedemann's Ann. XIII. p. 422 u. 582. 1881.
11. George Newport, On the Temperature of Insects, and its connexion with the Functions of Respiration and Circulation in the Class of Invertebrated Animals. Philos. Trans. Roy. Soc. London. CXXVII. P. II. p. 259—338. 1837.
12. George Newport, Cyclopaedia of Anat. and Physiol. V. 2. 1839. p. 879 and 880.
13. Person, Compt. rend. XXIX. p. 300. 1849. Ann. de chim. (3.) XXVII. p. 250. 1849.
14. Wilhelm Petersen, Zur Frage der Chromophotographie bei Schmetterlingspuppen. Sitzungsber. der Dorpater Naturforsch. Gesellsch. Jahrg. 1890. p. 232—272. (Sep.-Abdr.)
15. O. Pettersson, Oefvers. k. Vet. Förhandl. Stockholm. XXXV. No. 2. p. 53. 1878.
16. O. Pettersson, Methoden und Untersuchungen der physikalischen Chemie. Journ. für prakt. Chemie. XXIV. Nr. 3—4. p. 129—168; Nr. 6—7. p. 293—310. 1881.
17. Régnault u. G. Reiset, Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Ann. de chim. et de physiq. III. Sér. XXVI. p. 299—519. 1849.
18. J. R. Rengger, Physiologische Untersuchungen über die thierische Haushaltung der Insekten. Tübingen 1817.
19. Hugo Rödel, Über das vitale Temperaturminimum wirbelloser Thiere. Zeitschrift für Naturwissensch. IV. Folge. Bd. V. p. 183—214. 1886.
20. W. J. Schmujdsinowitsch, Gewichtsänderung bei Puppen und Faltern des Seidenspinners des Maulbeerbaumes während verschiedener Momente ihrer Entwicklung. Arbeiten der kaukasischen Seidenzucht-Station. Jahrg. 1890. Bd. III. p. 218—222. Tiflis 1892. (Russisch.)
21. Thoulet et Chevallier, Compt. rend. de l'Acad. des scienc. Paris. CVIII. p. 794. 1889.
22. M. L. Terre, Sur les troubles physiologiques qui accompagnent la métamorphose des Insectes Holométaboliens. Compt. rend. hebd. Séanc. Soc. Biolog. V. No. 32. 1900.
23. Friedr. Urech, Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Sekreten. Zool. Anz. Nr. 335. p. 254—260; Nr. 336. p. 272—280; Nr. 337. p. 309—314; Nr. 338. p. 334 bis 341. 1890.
24. Friedr. Urech, Ergebnisse von Temperatur-Experimenten von Vanessa io L. Illustr. Zeitschr. für Entomol. 7 pag. 1898. (Sep.-Abdr.)

Zur Frage der Nerven der Haut.

Von

D. Tretjakoff.

(Aus dem histologischen Laboratorium von Prof. A. S. Dogiel in St. Petersburg.)

Mit Tafel XXXI und XXXII.

Die Merkel'schen Tastkörperchen sind zuerst von Dietl (1) in der äußeren Wurzelscheide der Tasthaare wahrgenommen worden. Genau untersucht und beschrieben hat sie Merkel (2) in dem Epithel der Haut der menschlichen Hand und im Epithel des Schweinsrüssels. Ranvier (3) stellte mit Hilfe der Vergoldungsmethode endgültig ihren Bau fest. Die Arbeiten der folgenden Forscher (Szymonowicz [4], Ostroumoff [5], Botezat [6]) bestätigten mit Hilfe der Ehrlich'schen Methode bloß die Angaben von Ranvier.

Fast dasselbe lässt sich von den Grandry'schen Körperchen im Entenschnabel aussagen, die in ihrem allgemeinen Bau mit den Merkel'schen Körperchen übereinstimmen. In der letzten Zeit erst fand Professor A. S. Dogiel, dass die Beziehungen der Nerven zu den Grandry'schen Körperchen bedeutend komplizirter sind, als sie bisher bekannt waren. In Folge dessen war es von großem Interesse, und Zwecks weiterer Verallgemeinerung sogar nothwendig, die Merkel'schen Körperchen genauer zu studiren, was Prof. Dogiel mir auch vorschlug, wobei er die Vermuthung aussprach, dass die in den Grandry'schen Körperchen gefundenen pericellulären Netze sich auch in den Merkel'schen Körperchen vorfinden würden.

Als Material für meine Arbeit diente mir die Rüsselhaut drei- bis viermonatlicher Ferkel. Gleichzeitig mit den Merkel'schen Körperchen färbte das Methylenblau auch die übrigen in der Rüsselhaut eingelagerten Nervengebilde. Ich richtete meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Endigungen sensibler Nerven. Aus Bequemlichkeitsrücksichten für die Beschreibung theile ich dieselben in drei

Gruppen ein: 1) Nervenendigungen in dem Epithel der Haut; 2) Endigungen in dem unterliegenden Bindegewebe und 3) Nerven der einfachen und der Sinushaare.

Zur Färbung der Nerven benutzte ich eine Lösung von Methylenblau (Methylenblau rect. nach EHRLICH und GRÜBLER) in 0,75%iger Kochsalzlösung. Die besten Resultate ergaben 1/4%ige und 1/8%ige Methylenblaulösungen. Das Thier wurde entweder durch Chloroform oder durch Entbluten getödtet; ein Unterschied der Färbung wurde dabei jedoch nicht wahrgenommen. Die Färbung vollführte ich entweder direkt auf dem Objektglas oder vermittels der Injektion. Das erste Verfahren gab ausgezeichnete Resultate hinsichtlich der Nerven der einfachen Haare und des Bindegewebes. Ich bediente mich zu dem Zweck einer 1/8%igen Methylenblaulösung; einige Tropfen derselben werden auf ein erwärmtes Objektglas gebracht und in dieselben aus freier Hand mit einem Rasirmesser gemachte Schnitte aus der Rüsselhaut eines soeben getödteten Ferkels eingelegt. Die Objektträger mit den Schnitten wurden in einen Thermostaten bei einer Temperatur von 36—37° C. eingestellt und durch einen Glasdeckel vor dem Austrocknen geschützt. Die Färbung der Nerven trat nicht vor fünf Minuten nach dem Aufstellen des Objektträgers in den Thermostaten ein. Alsdann nahm die Färbung an Intensität zu und erreichte ihr Maximum zwischen 10 und 17 Minuten.

Für die intraepithelialen Nervenendigungen, deren Färbung vermittels des ersten Verfahrens selten gelingt, wandte ich die Injektion an. Die Blutgefäße wurden zunächst mit einer warmen Kochsalzlösung durchspült, worauf durch die Art. carotis externa eine auf 37° C. erwärmte Lösung von Methylenblau eingeführt wurde. Die, wie im ersten Fall, aus freier Hand mit dem Rasirmesser gemachten Hautschnitte wurden in einigen Tropfen Kochsalzlösung im Thermostaten aufgestellt. Nach 2 bis 3 Minuten beginnen die Nervenfäden im Epithel sich zu bläuen; die volle Färbung tritt nach 5 Minuten ein.

In beiden Fällen wurden die Schnitte im Maximum der Färbung in eine 5%ige Lösung von molybdänsaurem Ammonium eingelegt, woselbst sie behufs Fixirung der Färbung 18—20 Stunden verblieben. Die weitere Bearbeitung erfolgte in der gewohnten Weise: destillirtes Wasser, Alkohol absolutus, Bergamottöl, Xylol und Xyloldammarlack. Nach ein bis zwei Wochen wurden die Schnitte dermaßen durchsichtig, dass sogar bei einer Dicke der Schnitte von 0,5 mm zur Beobachtung die Ölimmersion (LEITZ homog. Ölimmersion 1/12) benutzt werden konnte.

1. Die Nerven des Epithels (Fig. 1—5).

Szymonowicz beschreibt zwei Formen von Nervenendigungen im Epithel des Schweinsrüssels: freie intraepitheliale Endigungen und Tastscheiben. Die intraepithelialen Endigungen werden von ihm nicht eingehend beschrieben, in Folge dessen ich es für nothwendig halte dieselben ausführlicher abzuhandeln.

Die markhaltigen Nervenfasern treten an die untere Fläche der Epithelwälle heran, verlieren ihr Mark und zerfallen in eine Menge Fäden von verschiedener Dicke. Ein Theil der Fäden dringt sofort an der Basis des Walles in das Epithel ein, ein anderer zieht nach oben durch die bindegewebige Papille hindurch, theilt sich daselbst und tritt gleichfalls ins Epithel ein. Die Seitenäste dieser Nervenfäden entsenden ins Epithel nach oben und nach unten feine mit Varicositäten besetzte Fädchen. Die Zahl dieser, zickzackförmig zwischen den Zellen des Epithelwalles verlaufenden, Fäden ist im oberen Theil des Walles bedeutend größer, als in dem unteren Abschnitt desselben. Alle diese Verzweigungen zweiter Ordnung geben auf ihrem Verlauf zwischen den Zellen des Stratum mucosum eine Menge kurzer Ästchen ab, welche sich in ihrer Dicke kaum von den ursprünglichen Fädchen unterscheiden.

Eben so breiten sich auch die Endverzweigungen derjenigen Nervenfäden aus, welche zwischen den Zellen des Epithelwalles von dessen Basis aus verlaufen. Das Aussehen dieser Nervenfäden ist recht mannigfaltig. Bisweilen zieht ein derartiges dünnes Fädchen genau in senkrechter Richtung zur Hornschicht und giebt, sich zickzackförmig windend, hier und da in seltener Folge kurze Seitenästchen ab. Die dickeren Nervenfäden durchziehen das untere Drittheil des Walles und zerfallen alsdann in ein Bündel aufsteigender varicöser Fäden. Es werden jedoch auch Fäden angetroffen, deren Äste sich vorwiegend in horizontaler Richtung ausbreiten, nicht selten sogar auf weite Strecken hin. In der Mehrzahl der Fälle gehen vom Ende eines derartigen Zweiges senkrecht nach oben und nach unten feine Fädchen ab.

Über dem Gipfel der bindegewebigen Papille werden eigenthümliche intraepitheliale Nervenendigungen angetroffen, die sich von den eben beschriebenen unterscheiden. Die Nervenfäden, denen diese Endigungen zukommen, verlaufen durch die Papille, verlieren in verschiedener Höhe ihre Markscheide und dringen im oberen Theil der Papille ins Epithel ein (Fig. 1). Im Epithel geben sie eine große

Anzahl mit großen Varicositäten, einer Menge Dornen und Plättchen besetzter Seitenästchen ab. Die feineren Verzweigungen anastomosiren unter einander, und bilden dabei Netze um die der Bindegewebspapille anliegenden Epithelzellen. Bisweilen endigen auf diese Weise über der Papille nicht eine Faser sondern mehrere. In letzterem Falle ziehen die marklosen Äste in einem Bündel vereint zum Gipfel der Papille und bilden mit ihren Endausbreitungen über derselben eine Art eines differenzirten Endapparates.

Die Seitenäste derartiger Nervenfäden begeben sich bisweilen in den Epithelwall hinein; von den gewöhnlichen intraepithelialen Nervenendigungen lassen sie sich auch hier gut unterscheiden durch ihre bedeutende Dicke und durch die Bildung von Netzen, mit denen sie die eine oder andere Epithelzelle umflechten.

Ein Unterscheidungsmerkmal dieser Art Nervenendigungen stellen dessgleichen dünne Fädchen dar, welche den, die Gesammtendigung bildenden Hauptnervenfaden auf dessen Verlauf zwischen den Epithelzellen bedecken, wodurch derselbe bedeutend an Dicke zunimmt. Die feinen varicösen Fädchen und Dornen lagern sich zwischen den, dem Hauptnervenfaden anliegenden, Epithelzellen und bedingen das charakteristische moosartige Aussehen dieser Fäden (Fig. 2 und 3). An solchen Fädchen lassen sich derartige Nervenendigungen leicht selbst in den nicht typischen Fällen unterscheiden, wenn der Hauptfaden in das Epithel im unteren Theil des Walles eindringt und sich bloß in den oberen Schichten des Stratum Malpighii verzweigt.

Auf Grund der oben erwähnten Unterschiede muss somit das Vorhandensein zweierlei Typen von intraepithelialen Endigungen in der Haut des Schweinsrüssels angenommen werden. Für Endigungen der ersten Art halte ich die bereits vor langer Zeit beschriebenen intraepithelialen Nervenendigungen. Zu der zweiten Art von Endigungen im Epithel gehören die verdickten und mit großen Varicositäten versehenen, mit Dornen und feinen varicösen Ästchen besetzten Verzweigungen.

In dem unteren Theil der Epithelwälle sind gruppenweise in mehreren Reihen die Merkel'schen Körperchen angeordnet. Ein jedes Körperchen ist aus zwei Elementen zusammengesetzt: aus einer Merkel'schen Zelle und einer Nervenendigung in Form einer Scheibe. Die alte Ansicht von Bonnet (8), dass die Scheibe im Protoplasma der Zelle liegt, ist längst verlassen worden. Die jetzige Ansicht von den gegenseitigen Beziehungen der Zelle und der Scheibe sind am

besten von Ranvier in folgenden Worten formulirt worden: les nerfs, après avoir pénétré dans l'épithélium, se divisent, se subdivisent et forment, à la surface dex cellules de Merkel, de ménisques, qui paraissent semilunaires lorsqu'ils sont vus de profil, sur les coupes, faites perpendiculairement à la surface du tégument, etoilés et anastomosés par leurs prolongements, lorsqu'on les observe de face (3, p. 1087). Die einfache Anlagerung der Scheibe an die Zelle wurde auch für die Grandry'schen Körperchen bewiesen (Waldeyer 1879), in Folge dessen die Ansicht Ranvier's bis jetzt in der histologischen Litteratur die herrschende geblieben ist.

Die Scheiben der Merkel'schen Körperchen färben sich gleichgut sowohl beim direkten Einwirken des Methylenblaus auf die Hautschnitte des Schweinsrüssels als auch bei einer Injektion. Nach der Injektion beginnen die Scheiben sich bereits in den ersten Minuten zu bläuen, worauf sich die Färbung auch auf die Merkel'schen Zellen ausbreitet. Ein jedes Körperchen erscheint alsdann als ein gleichmäßig schwach blaugefärbter Kreis oder Oval. Nach diesem Stadium geht die Färbung wiederum auf die Scheibe über, bisweilen färbt sich dabei der Kern der Zelle. In letzterem Falle sind die Präparate in der Hinsicht besonders interessant, als sie ohne jegliche Ergänzungsfärbung einige Feinheiten des Baues der Merkel'schen Zelle aufweisen.

Der Kern der Merkel'schen Zelle hat auf senkrecht zur Oberfläche des Epithels gerichteten Schnitten Biskuitform (Fig. 4). Daraus folgt natürlich, dass er eine in horizontaler Fläche komprimirte Rotationsfigur mit verdickten Rändern darstellt. Dasselbe Aussehen hat der Kern auf mit Grenacher'schem Karmin gefärbten Präparaten nach Fixirung des Methylenblaus in molybdänsaurem Ammonium. Das charakteristische Aussehen des Kerns der Merkel'schen Zelle ergiebt die Möglichkeit diese Zellen bereits in frühen Stadien der Entwicklung zu erkennen, wenn sie sich einzeln in der Keimschicht des Epithels eines embryonalen Schweinsrüssels zu differenziren beginnen. Am besten wird die Form des Kernes in Flemming'scher Mischung, in einem Gemisch von Sublimat und Osmiumsäure und einem Gemisch von Formalin und Alkohol in der Form, wie sie im Laboratorium von Prof. A. S. Dogiel angewandt wird, nämlich 100 Theile 70⁰/₀igen Alkohol und 1 Theil käuflichen Formalins erhalten.

Der in Methylenblau gefärbte Kern der Merkel'schen Zelle ist von einem hellen Hof umgeben (Fig. 4). Bereits Bonnet erwähnt eine helle Zone um den Kern (8, pag. 381), auch Szymonowicz hat sie wahrgenommen, nach dessen Meinung dieselbe einen ungefärbten

Protoplasmatheil der MERKEL'schen Zelle darstellt (4, p. 632). Auf meinen Präparaten bleibt nur der centrale Theil des Protoplasmas ungefärbt, während die periphere Schicht mehr oder weniger diffus blau gefärbt ist. Im Allgemeinen fällt es dennoch auf, dass auf denselben Präparaten, besonders in den oberen Zellreihen des Stratum Malpighii, das Protoplasma der Zellen mit Methylenblau gefärbt ist, während der Kern sich bedeutend schwächer tingirt oder häufig sogar gar keine Farbe annimmt. Nach Einwirkung fixirender Flüssigkeiten bei gewöhnlichem Färbungsverfahren (Hämatoxylin-Aurantia) lassen sich keine Besonderheiten wahrnehmen.

Wie SZYMONOWICZ beschrieben hat, so liegt die Scheibe nicht immer der proximalen Fläche der Zelle an, sondern bisweilen auch der distalen. Der letztere Fall ist jedoch der bei Weitem seltenere; eher wird die Scheibe an der Seite der Zelle gefunden, so dass sie theilweise deren untere Fläche, theilweise deren Rand umfasst. Die Scheibe selber besteht aus Fibrillen und einer interfibrillären Substanz. Der Rand der Scheibe ist auf Flachschnitten stets intensiver gefärbt als die Mitte; auf Querschnitten ist die Scheibe oben und unten von dunkelblauen Linien begrenzt.

BOTEZAT (6) sah auf seinen Präparaten feine varicöse Fäden, welche von den Ecken der Tastscheiben in der äußeren Wurzelscheide der Sinushaare abgingen. Auf Grundlage dieser Beobachtung stellt er die Theorie auf, dass auch von den Scheiben der MERKEL-schen Körperchen im Epithel der Haut varicöse Fäden abgehen müssen, die sich im Epithel verlieren. Diese Fäden stellen nach BOTEZAT die wahren Endigungen der Tastnerven dar. BOTEZAT weist hierbei auf SZYMONOWICZ (4) hin, welcher die Angabe macht, dass ein, zwei benachbarte Scheiben verbindender, Faden sich bisweilen über eine Gruppe von Zellen erhebt und einen mehr oder weniger ausgezogenen Bogen bildet. BOTEZAT erklärt diese Angabe folgendermaßen: (ich) »glaube, dass SZYMONOWICZ durch in ihrem Verlaufe sich kreuzende, entweder nur basal tingirte, oder am Kreuzungspunkte abgeschnittene Fasern getäuscht worden sein mag.«

Ich meinerseits kann die Angaben von SZYMONOWICZ vollkommen als zu Recht bestehend bestätigen: weder in der Haut noch in den Haaren giebt es irgend welche freie Endigungen an den Rändern der Scheibe.

Die obere Fläche der Scheibe liegt unmittelbar der Zelle an; unten ist jede Scheibe von den benachbarten Zellen und Körperchen durch eine helle Schicht von Kittsubstanz abgesondert, in welcher

die Scheibe selber eingelagert ist und welche besonders deutlich unterhalb der Scheibe hervortritt. Die von BONNET (8) und SZYMONOWICZ beschriebene Hülle ist nicht vorhanden. Ist das MERKEL'sche Körperchen in der untersten Zellreihe des Epithelwalles gelagert, so liegt die Scheibe mit ihrem hellen Streifen unmittelbar der Basalmembran an.

Auf Präparaten, welche genau in dem Moment fixirt sind, wenn die Scheibe und die Zelle gleich schwach tingirt sind, erscheint die Oberfläche der Körperchen gewöhnlich von intensiver gefärbten und scharf begrenzten Körnchen bedeckt. Die Vertheilung der Körnchen lässt bereits vermuthen, dass dieselben Varicositäten nicht vollkommen gefärbter Nervenfäden darstellen. In der That lassen sich auf rasch entwässerten Schnitten leicht die Fäden selber auffinden. Besonders demonstrative Bilder erhält man auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche des Epithels. Auf derartigen Präparaten umflechten die, varicösen, Fäden das Körperchen mit einem feinen Netzwerk, setzen sich auf benachbarte Körperchen fort, die sie gleichfalls mit einem Netz bedecken etc. (Fig. 5). Die Varicositäten, mit denen diese Nervenfäden besetzt erscheinen, sind im Allgemeinen größer als die Varicositäten der intraepithelialen Endigungen der ersten Art. Die, die genannten Netze bildenden, Nervenfäden stammen von einer markhaltigen Nervenfaser her (Fig. 5). Die einzelnen Gruppen der Körperchen werden entweder von einer einzelnen markhaltigen Nervenfaser mit Netzen versorgt oder von mehreren. Nach Verlust der Markscheide vor der Basalmembran tritt die Nervenfaser gewöhnlich an der Basis des Walles in das Epithel ein. Einige Körperchen werden auf ihrer gesammten Peripherie vom Netz umflochten, während andere bloß ein kleines, einer, gewöhnlich der oberen Seite des Körperchens anliegendes, Netz aufweisen.

Da die varicösen Fäden des Netzes sich zu einer Zeit färben, wenn die Scheibe schwach tingirt erscheint, die Zelle selber sich, wie oben erwähnt, überhaupt schwach färbt, so kann man häufig aus der regelmäßigen Form des Netzes darauf schließen, ob dasselbe einem MERKEL'schen Körperchen zugehört; nur die MERKEL'schen Zellen weisen eine ellipsoide Form auf, während die Epithelzellen verschiedenartige eckige Kontouren haben. In Anbetracht dessen, dass die beschriebenen Netze von markhaltigen Nerven stammen und unmittelbar den MERKEL'schen Zellen anliegen, ist es vollkommen gerechtfertigt, dieselben als eben solche pericelluläre Netze anzu-

erkennen, wie sie von Prof. A. S. Dogiel in den Grandry-schen Körperchen entdeckt worden sind.

Nervenendigungen im Bindegewebe (Fig. 6—8).

Die bei Weitem größte Zahl der Nervenendigungen im Bindegewebe des Coriums vom Schweinsrüssel gehört den gewöhnlichen Nervenendverzweigungen an; sie entsprechen den Endigungen ähnlicher Art in den Sehnen und den Synovialmembranen (Iwanoff 9). Die Form der Verzweigungen ist von der Anordnung der Bindegewebsfasern abhängig.

Unter dem Epithel auf der Basalmembran breitet sich ein Netz markloser Fäden aus, welches von Ranvier (10) »terminaisons hédériformes« benannt worden ist. M. Lawdowsky (11) wiederholt die Fehler der früheren Autoren und behauptet, dass die Ästchen der »terminaisons hédériformes« in das Epithel übergehen und in demselben Scheiben bilden. In Wirklichkeit jedoch hat dieses Netz durchaus keine Beziehungen zu den Scheiben. Ihre Fäden, die aus der Theilung markhaltiger Fasern herstammen, winden sich in den verschiedensten Richtungen und anastomosiren mit einander. In Folge dessen entsteht ein allgemeines Netz aus varicösen Fäden, welches mit seinen engen Maschen gleichmäßig die ganze untere Fläche der Basis der Epithelwälle bedeckt, wobei es fast gar nicht auf die Papillen übergeht.

Unterhalb der Epithelwälle und im unteren Theil der Papillen sind die Endkolben eingelagert. Auf dieselben hat bereits Jobert (12) hingewiesen, genauer sind sie von Szymonowicz als Gebilde vom Typus der Krause'schen Kolben beschrieben worden. Der enge cylindrische Innenkolben ist von einer geringen Zahl Kapseln umgeben. Der Achsencylinder einer dicken markhaltigen Nervenfaser, welcher im Innenkolben endigt, theilt sich vor oder nach seinem Eintritt in den Kolben. Die einzelnen Kolben sind entweder an einander geschmiegt, oder sie sind in geringerer oder größerer Entfernung von einander angeordnet. Die Lagerung der Kolben ist im Allgemeinen sehr mannigfaltig. In den Papillen sind sie stets mit den Kuppen nach oben gerichtet. Unter den Epithelwällen sind sie häufig zu Gruppen vereinigt (Fig. 6), wobei in jeder Gruppe einige Kolben aufrecht gerichtet sind, während andere mehr oder weniger gebogen erscheinen. Nicht selten verzweigen sich die Kolben in den Gruppen und machen das Gesammtbild noch komplicirter. Die einfachste Gruppe besteht bloß aus zwei bis drei aufrecht stehenden Kolben

und einem sich um diese windenden Kolben. Besonders komplicirte und aus zahlreichen Kolben bestehende Gruppen sind in dem unteren Theil des Rüssels unterhalb der Nasenöffnungen angehäuft.

Außer der erwähnten dicken Nervenfaser endigt in dem Innenkolben eine zweite markhaltige Faser, die bedeutend dünner ist als die erstere und sich an der Peripherie des Innenkolbens verzweigt (Fig. 7 und 8). Auf diese Weise werden in den einfacheren Kolben des Schweinsrüssels dieselben gegenseitigen Beziehungen zwischen der dicken und dünnen markhaltigen Nervenfaser angetroffen, wie sie von Prof. A. S. Dogiel für die Herbst-schen Körperchen, von Sala und Sokoloff für die Vater Pacini'schen Körperchen angegeben worden sind.

Die Nerven der Haare (Fig. 9—17).

Die zahlreiche Litteratur über die Nerven der Tasthaare enthält nicht wenig widersprechende Angaben. Die genauen Litteraturangaben sind in den Arbeiten von Bonnet (8), Szymonowicz (4) und Ksjunin zu finden. In Folge dessen gehe ich auf dieselben nicht weiter ein und möchte nur in allgemeinen Zügen einen Überblick über die Beziehungen der Nerven zu den Sinushaaren nach den Beschreibungen der älteren und neueren Autoren geben. Ein Bündel markhaltiger Nervenfasern tritt aus dem tiefen Nervengeflecht der Haut zum unteren Theil des Haarbalges des Tasthaares in der Höhe des oberen Abschnittes der Haarzwiebel heran, dringt durch die äußere Hülle des Haarbalges hindurch und theilt sich in zwei bis drei Äste. Die Äste umgeben das Haar auf der äußeren Schicht des Balges in horizontaler Richtung, indem sie einen unteren Ring aus markhaltigen Fasern bilden; von dem Ringe ziehen nach oben zu den Talgdrüsen feinere Bündel von Nervenfasern. Die Hauptäste verlaufen, nachdem sie einen Halbkreis um das Haar beschrieben haben, gleichfalls nach oben. Die Nervenfaserbündel, welche zum oberen Theil des Venensinus längs der äußeren Schicht des Haarbalges und längs den Balken des cavernösen Sinusgewebes ziehen, bilden das sogenannte oberflächliche Geflecht. Ein Theil der Nervenfasern geht von der äußeren Schicht auf die innere Schicht des Haarbalges über und bildet in derselben das sogenannte tiefe Geflecht. Einzelne Nervenfasern beider Geflechte dringen bis zur Glashaut vor und bilden nach Verlust der Markscheide die Endverzweigungen. Die Balken des cavernösen Geflechts sind dessgleichen mit Nervenendverzweigungen versehen. Auf der Wurzelscheidenanschwellung (Bonnet) oder etwas

niedriger vereinigen sich die Nervenfasern beider Geflechte und bilden diejenigen Endigungen, welchen die Bedeutung von Endapparaten der Tastnerven zugeschrieben wird. Einige Nervenfasern dringen nach Verlust der Markscheide durch die Glashaut in das Epithel und endigen daselbst in der äußeren Schicht der Wurzelscheide in Scheiben, wie in dem Hautepithel. Andere Nervenfasern platten sich, nach Verlust der Markscheide, zu ausgezogenen Plättchen ab, welche mit ihrer flachen Seite der Glashaut anliegen und bilden eine Art, von, den Hals des Haares umgebenden, Palissaden — »terminaisons en forme de spatule« (RANVIER). Die Nervenfasern der dritten Kategorie verzweigen sich und bilden einen Ring aus markhaltigen und marklosen Fasern, welche die palissadenförmigen Endigungen umgeben und daselbst endigen. Ein Theil des Ringes stammt außerdem von markhaltigen, aus dem Epithel der Haut in den oberen Theil des Sinus sich herabsenkenden Nervenfasern.

Mit der EHRLICH'schen Methode hat nur OSTROUMOFF hinsichtlich der Haarnerven gute Resultate erzielt. Die meisten Befunde sind in dieser Beziehung von den Autoren vermittels des Goldchlorids erhalten worden. In Folge dessen kann Vieles von der oben beschriebenen Nervenvertheilung in den Haaren nicht als endgültig feststehend anerkannt werden. Dieses gilt besonders von den Haaren des Schweinsrüssels, welche ihrem anatomischen Bau nach sich von den Sinushaaren anderer Thiere unterscheiden. Im Sinus des Haares vom Schwein fehlt der Ringwulst; der Hals des Haares vom Schwein ist deutlicher ausgeprägt als bei irgend welchem anderen Haar. In Zusammenhang mit diesen Abweichungen stellt BONNET auch einige Besonderheiten in der Vertheilung der Nerven. Nach SERTOLI (14) weist BONNET darauf hin, dass die Nervenfasern beim Pferde und der Ratte vor der Bildung der Endigungen den achten Theil einer Kreistour in aufsteigender Richtung beschreiben, »nur das Schwein zeichnet sich durch den Mangel dieser Schlingen aus« (BONNET, 8, p. 365). Eine zweite Eigenthümlichkeit des Schweinehaares besteht nach BONNET darin, dass das tiefe Geflecht bei demselben sehr schwach entwickelt ist.

Meiner Meinung nach haben die oben erwähnten Eigenthümlichkeiten durchaus keinen derartigen Einfluss auf die Vertheilung der Nerven. Die Haare des Schweinsrüssels weisen nur eine größere Mannigfaltigkeit in dieser Beziehung auf und stets kann man auch hier Haare auffinden, deren tiefes Nervengeflecht vollkommen entwickelt ist und eine große Zahl der, für dasselbe charakteristischen,

spiralförmig verlaufenden und sich an den Schnürringen mehrfach theilenden, Nervenfasern enthält. Dasselbe lässt sich auch von der Schlingenbildung im Umfange des achten Theils der Peripherie aussagen.

Die Endverzweigungen auf der Glashaut sind bereits auf den Figuren von Bonnet abgebildet. Szymonowicz hat dieselben als Endapparate beschrieben. In Anbetracht jedoch der Stelle in der Arbeit von Szymonowicz, wo er das Citat von Ranvier anführt (4, p. 646), muss geschlossen werden, dass der Autor seine Bäumchen für die Endigungen der Palissaden gehalten hat. Die Angaben von Ostroumoff entsprechen vollkommen der Wirklichkeit. Der folgende Autor, Botezat, stellt das Vorhandensein der Endbäumchen in Abrede und hält die Endigungen von Ostroumoff für nicht bis zu Ende tingirte Verzweigungen derjenigen Nerven, welche die Scheiben bilden. Ksjunin benutzte die Vergoldungsmethode und widerlegt die Ansicht Botezat's.

Ich meinerseits kann konstatiren, dass diejenigen Nervenfasern, welche die Scheiben in der äußeren Wurzelscheide bilden, sich oberhalb der Glashaut nicht verzweigen. Die Endverzweigungen sind nur in dem Falle leicht wahrnehmbar, wenn durch den Schnitt das oberflächliche Geflecht entfernt ist und auf dem Haare nur das tiefe Geflecht nachgeblieben ist. Zwischen den Nervenfasern des letzteren und der Glashaut breiten sich in Form von Hirschgeweihen dünne, mit Varicositäten und kleinen Plättchen versehene Ästchen aus. Das sind die von Ostroumoff beschriebenen Endbäumchen. Außerdem steigen von der Stelle, wo das Nervenfaserbündel in den Haarbalg eindringt, einzelne wenige markhaltige Nervenfasern auf die Haarzwiebel herab und bilden in dem Bindegewebe des unteren Haarbalgtheils ihre Endverzweigungen (Fig. 13). Zu derselben Kategorie von Nervenendigungen in dem Bindegewebe des Haarbalges müssen offenbar auch die von Orru (15), Ostroumoff und Ksjunin gefundenen Nervenfäden der Haarpapille zugerechnet werden. Den Autoren gelang es nicht, die Herkunft des an der Basis der Papille gelegenen Bündels blasser Fäden klarzustellen. Auf meinen Präparaten habe ich nicht selten Nervenfäden in dem Bindegewebe der Papille erhalten, die vollkommen den Abbildungen der Autoren entsprachen (Fig. 14 und 15): sie stehen stets in Zusammenhang mit der markhaltigen Nervenfaser, welche sich aus den dicken Bündeln markhaltiger Nervenfasern auf die Haarzwiebel herabsenken, woselbst sich die Faser in marklose Äste theilt; letztere dringen in die Haarzwiebel ein und bilden dort ein Geflecht.

Der größte Theil der Nervenfäden endigt augenscheinlich frei, zuweilen bildet jedoch der eine oder der andere von ihnen eine typische Endverzweigung mit Plättchen, welche entweder frei im Gewebe der Papille oder fast auf der Oberfläche derselben liegen. Ohne auf die Frage einzugehen, ob diese Nervenendigungen, wie Orrù glaubte, die Tastfähigkeit des Haares vergrößern, muss behauptet werden, dass sie keine vasomotorischen Nerven darstellen, sondern den Nervenendigungen im Bindegewebe zugezählt werden müssen, welche überall in den Hüllen des Haarbalges angetroffen werden.

Die Nervenendigungen auf den Balken des Venensinus (Fig. 12) unterscheiden sich durchaus nicht von den typischen Endigungen im derben Bindegewebe; sie bestehen aus einer geringen Zahl eng an einander gelagerter, mit Plättchen besetzter, Fäden. Sie stammen von Nervenfäden des tiefen und oberflächlichen Geflechtes.

Die palissadenförmigen Endigungen (»en spatule«) sind ausführlich von Ranvier (10) beschrieben worden. Die Plättchen der Palissaden umgeben nicht bloß den Hals des Haares und die Wurzelscheidenanschwellung, sondern sie werden auch weiter unten angetroffen (Fig. 11), wo noch keine Spur des oberen Nervenringes vorhanden ist. Oft haben sie eine ovale Form.

Die Beziehungen des Nervenringes oder des circulären Nervengeflechtes zu den übrigen Nervengebilden auf den Haaren sind noch nicht klargestellt, ungeachtet dessen, dass fast sämmtliche Beobachter der Sinushaare ihr Augenmerk auf dieselben gerichtet hatten. Szymonowicz z. B. sah den Zusammenhang des Ringes mit den, aus dem unteren Theil des Haarbalges aufsteigenden, Nervenfasern, jedoch nur beim Maulwurf (p. 648). Botezat behauptet als Erster, dass zu dem Nervenringe Fasern sowohl von unten als auch von oben herantreten.

Die Nervenfasern des oberflächlichen Geflechts und einige Fasern des tiefen Geflechts beginnen sich in der Höhe des Haarhalses auf verschiedene Weise zu theilen. Einige verlaufen auf der Oberfläche der Wurzelscheidenanschwellung, theilen sich alsdann dichotomisch, und verlieren die Markscheide; ihre Ästchen verlaufen cirkulär in der inneren Haarbalgscheide. Andere theilen sich auf dem Haarhalse ausschließlich in markhaltige horizontale Äste, welche jedoch ihre Markscheide nicht lange beibehalten und alsdann eben so um das Haar verlaufen, wie die marklosen Ästchen. Einige Nervenfasern ziehen aus dem oberflächlichen Geflecht ohne sich zu theilen bis zum

Haarhalse hinauf, und zerfallen am Ende plötzlich in, verschiedene Richtungen einschlagende, Fäden. Näher zu den Talgdrüsen ist der Ring ausschließlich aus marklosen Nervenfasern zusammengesetzt. Dieser Abschnitt des Ringes wird von Nervenfasern gebildet, welche sich vom oberen Theil des Haares aus dem Epithel herabsenken (Fig. 10). Die dünnen, das Haar umkreisenden, Nervenfäden verzweigen sich und anastomosiren mit einander. Indem sie in die innere Scheide des Haarbalges bis zu den palissadenförmigen Endigungen eindringen, liegen sie den Plättchen derselben an, ohne jedoch mit ihnen zu anastomosiren.

Hiermit schließe ich die Beschreibung der Nervenendigungen in dem Bindegewebe des Haarbalges.

Die Tastscheiben, welche zwischen den oberflächlichen Zellen der äußeren Wurzelscheide gelegen sind, sind den Tastscheiben des Hautepithels vollkommen analog, was bereits von Meckel festgestellt worden war. Sie haben das Aussehen von sternförmigen, in tangentialer Richtung ausgezogener Plättchen, welche mit ihrer konkaven Fläche schräg zum Haar und nach unten gerichtet sind. Jede Scheibe bedeckt eine ellipsoidische schwach körnige Zelle (Fig. 9). Der Zellkern erscheint in der Seitenansicht, wie in den zwischen den Epithelzellen eingelagerten Körperchen, als dünner in der Mitte eingeschnürter Streifen; der Kern wird häufig von Methylenblau gefärbt. Ich vermuthe, dass der von Szymonowicz gesehene räthselhafte zweite Streifen auf mit Goldchlorid bearbeiteten Präparaten dem Kern entspricht. Im Text seiner Arbeit erwähnt Szymonowicz, dass dieser zweite Streifen mit der Scheibe verbunden ist, aus seinen Fig. 6, 7 und 10 geht jedoch hervor, dass der Streifen häufiger nicht im Zusammenhang mit der Scheibe getroffen wird. Die scheinbare Verbindung der Scheibe mit dem Streifen konnte leicht in Folge der Unvollkommenheit der Methode erfolgen. Bei nicht zweckmäßiger Bearbeitung, sowie auf nicht frischem Material schrumpft der Kern und krümmt sich an den Rändern.

Wie bereits in Veranlassung der Behauptung Botezat's erwähnt wurde, durchbohren die Nervenfasern, welche die Scheiben bilden, die Glashaut nur an einer Stelle. Die weiteren Verzweigungen, auf welchen sich die Scheiben bilden, liegen in dem Epithel. Die Nervenfasern, aus denen die Scheiben hervorgehen, können zweierlei Art sein. Die eine Art erzeugt nur die Scheiben; die Fasern der anderen Art ziehen, nach Abgabe eines Seitenastes, in die äußere Wurzelscheide, längs der Oberfläche der Wurzelscheidenanschwellung und

nehmen an der Zusammensetzung der palissadenförmigen Endigungen Theil. Dasselbe hat auch OSTROUMOFF abgebildet.

Außer den Scheiben der MERKEL'schen Körperchen gelang es mir nicht im Epithel der äußeren Wurzelscheide irgend welche andere Nervenendigungen zu färben, welche den intraepithelialen Nerven von KSJUNIN oder den Netzen um die Körperchen entsprechen könnten.

So ausführlich und genau der von dem Sinus umgebene Abschnitt des Haares studirt worden ist, so wenig ist der obere Abschnitt des Haares von den Talgdrüsen bis zu dem Hautepithel beachtet worden. ARNSTEIN (15) allein erwähnt kurz der intraepithelialen Nervenendigungen im Gebiet der Talgdrüsen. Dieselben erwähnt auch LAWDOWSKY (11), welcher jedoch dem oberen Abschnitt des Haares jedwelche Beziehung zur Tastfunktion des Haares abspricht.

Der obere, sowie der untere Abschnitt des Haares sind vom umgebenden Gewebe durch eine Hülle abgeschieden, welche die direkte Fortsetzung der äußeren Haarbalgscheide darstellt. Die Glashaut ist schwach entwickelt. Unterhalb der Basis des Epithelwalles der Haut treten an die Hülle des Haares dünne Bündel markhaltiger Nervenfasern heran. Zwischen denselben fallen vor Allem Nervenfasern mit intensiv gefärbter Markscheide auf, welche auf der Hülle scharf nach unten abbiegen und längs der äußeren Seite der Hülle sich auf den oberen Theil des Venensinus herabsenken, woselbst sich ihre marklosen Äste dem cirkulären Nervengeflecht hinzugesellen (Fig. 10).

Die übrigen Nervenfasern des Bündels dringen nach Verlust der Markscheide in die Hülle ein, welche von einer großen Zahl dünner Fädchen durchzogen wird, die ihrerseits mit stäbchenförmigen Varicositäten besetzt sind. Indem sie sich mit einander verbinden, bilden diese Fädchen ein Netz, entsprechend demjenigen Geflecht, welches OSTROUMOFF in der äußeren Wand des Venensinus beschrieben hat. In der Nähe des Epithels finden sich in geringer Zahl Nervenendverzweigungen vor, ähnlich denjenigen, welche die Glashaut im Gebiet der Haarzwiebel bedecken.

Die intraepithelialen Nervenendigungen des oberen Abschnittes der äußeren Wurzelscheide können so wie die Nervenendigungen im Hautepithel in zwei Gruppen gesondert werden:

1) Sogenannte freie intraepitheliale Endigungen, von Nervenfasern gebildet, welche zwischen den Zellen der äußeren Wurzelscheide nach unten bis zu den Talgdrüsen, nach oben bis zur

Hornschicht des Epithels verlaufen. Tiefer als die äußere Wurzelscheide werden sie nie angetroffen.

2) Merkel'sche Körperchen. Die Scheiben derselben zeichnen sich von den Scheiben der Körperchen im Epithel durch die weniger regelmäßige Form und außerdem dadurch aus, dass ihre, durch die Theilung einer markhaltigen Faser hervorgehenden Gruppen aus einer sehr geringen Zahl von Scheiben bestehen. Sowie in dem unteren Abschnitt des Haares, so sind sie auch hier bloß in der oberflächlichsten Reihe der Zellen der äußeren Wurzelscheide gelagert. Ihr Ausbreitungsgebiet ist durch die Stelle begrenzt, wo die Scheide sich merklich zu verbreitern beginnt. Mit der konkaven Fläche sind die Scheiben schräg nach oben und gegen das Haar gerichtet. Die pericellulären Nervennetze der Körperchen, denen diese Scheiben zukommen, sind hier deutlich ausgeprägt und färben sich leicht. Schwer ist es jedoch zu konstatiren, welche Nervenfasern diese Scheiben bilden, da die einzelne Netze verbindende Fasern größtentheils auf der Grenze des Epithels verlaufen, woselbst sie sich zwischen den Fäden des Geflechts auf der Hülle verlieren.

Die sinuslosen Haare bedecken die Übergangsstelle des Rüssels in die Oberlippe. Ihr Bau hat, abgesehen von der Abwesenheit des Sinus und dem komplicirten System der Hüllen, noch eine Eigenthümlichkeit. Der obere Abschnitt der äußeren Wurzelscheide verbreitert sich beträchtlich vor seiner Verschmelzung mit dem Epithel der Haut, so dass sein Durchmesser um das Doppelte größer ist als in dem unteren Abschnitt des Haares. Der verdickte Theil enthält in seiner Keimschicht eine ungeheure Zahl von Tastkörperchen, die in einer, höchstens in zwei Schichten dicht bei einander gelagert sind (Fig. 16). Eine ununterbrochene Zone von Scheiben umfasst die ganze untere Fläche der Verdickung. Es muss noch hinzugefügt werden, dass die Epithelwälle zwischen den sinuslosen Haaren fast vollkommen der Merkel'schen Körperchen entbehren. En face haben die Scheiben das Aussehen von eckigen Plättchen von etwas geringerer Größe als die Scheiben des Epithels und der Tasthaare.

Die Oberfläche der äußeren Wurzelscheide zwischen der Zone der Scheiben und den Talgdrüsen ist von varicösen Fäden bedeckt. Zu ihnen gesellen sich auch die Fäden, welche später in die äußere Wurzelscheide eindringen und sich zwischen den Zellen verästeln.

Beide Arten von Fäden stammen von markhaltigen Nervenfasern, die in Bündeln aus dem subepithelialen Geflecht heraufziehen. Es versteht sich von selbst, dass diese Fäden nichts gemein haben mit

den marklosen Nerven auf den einfachen Haaren, wie sie Leontowitsch beschrieben hat (16), der einfache Bindegewebszellen für Remak'sche Fasern oder für kernhaltige Nervenendigungen hält.

Die palissadenförmigen Endigungen und das cirkuläre Geflecht der Haare färbt sich zu gut mit Methylenblau, als dass sie mit Stillschweigen übergangen werden können. Ein Bündel von wenigen markhaltigen Nervenfasern zieht vom Hautepithel herunter. Eine oder zwei Nervenfasern bilden die palissadenförmigen Endigungen (Retzuis, 17), was den einfachsten Fall darstellt. Indem sie das Haar umkreisen, geben sie nach oben kurze, gerade, in Plättchen übergehende Äste ab, in Folge dessen die ganze Endigung sich dem Typus der Nervenendigungen in den Bindegewebsgebilden nähert. Dünne, von einem Plättchen zum anderen ziehende Fäden verbinden dieselben unter einander (Fig. 17). Die übrigen Nervenfasern des Bündels theilen sich nach Verlust der Markscheide; ihre Äste umgeben die palissadenförmigen Endigungen und die Wurzelscheide, indem sie einen geschlossenen Ring bilden. Unterhalb des cirkulären Geflechts verbreiten sich über der Glashaut die gewöhnlichen Endverzweigungen; ihre Zahl ist sehr gering, ihre Form wechselt eben so wie bei den Endverzweigungen auf den Sinushaaren. Einzelne Ästchen derartiger Endverzweigungen dringen zuweilen zwischen den Fäden der palissadenförmigen Endigungen ein und gesellen sich den Fäden des cirkulären Geflechts zu.

Das über die Nervenendigungen der Sinushaare und der einfachen Haare Ausgesagte führt zum Schluss, dass dieselben in ihren Grundzügen mit einander übereinstimmen. Die palissadenförmigen Endigungen, das cirkuläre Nervengeflecht neben diesen, die Endverzweigungen auf der Glashaut, und die Merkel'schen Körperchen stellen die beständigen nervösen Endapparate beiderlei Typen von Haaren dar. Zwischen typischen einfachen Haaren und Sinushaaren werden Übergangsformen angetroffen; in einigen Fällen ist die Zahl der markhaltigen Fasern der palissadenförmigen Endigungen vergrößert, gleichwie die Zahl der Fasern des Nervenringes; derartige Haare weisen eine besonders große Zahl Merkel'scher Körperchen auf. Nicht selten erscheint der Sinus unentwickelt, oder er fehlt vollständig, während unterhalb der Talgdrüsen Merkel'sche Zellen auftreten, die geraden Fasern der palissadenförmigen Endigungen werden länger und zahlreicher, dafür aber bildet eine jede markhaltige Faser bloß ein oder zwei Plättchen; das Bündel markhaltiger, zum Haar herantretender Nervenfasern wird stellenweise durch zwei Bündel ersetzt:

das eine zieht direkt zum Haar aus der Tiefe des Bindegewebes, das andere steigt zum Epithel hinauf, von wo aus von demselben, wie bei den Sinushaaren, Nervenfasern zum cirkulären Geflecht abgehen.

Indem ich hiermit die Beschreibung der sensiblen Nerven der Haut und der Haare des Schweinsrüssels beendige, halte ich es für meine Pflicht, meinen aufrichtigen Dank meinem hochverehrten Lehrer Prof. A. S. Dogiel auszudrücken, sowohl für das gegebene Thema, als auch für die zahlreichen Rathschläge und Angaben, ohne welche die Arbeit mir unüberwindliche Schwierigkeiten dargeboten hätte.

St. Petersburg, im December 1901.

Nachtrag.

Als meine Arbeit bereits druckfertig vorlag, erschien die neue Arbeit von Botezat: »Die Innervation des harten Gaumens der Säugethiere« (diese Zeitschr., Bd. LXIX, 3. Heft), in welcher genannter Forscher zweierlei Arten von Nervenendigungen in den Merkel'schen Körperchen beschreibt. Es ist mir sehr angenehm festzustellen, dass meine Beobachtungen den Untersuchungen von Botezat entsprechen, um so mehr, als seine Befunde an anderen Thieren und an einem anderen Organ erhoben worden sind.

Litteratur.

1. Dietl, Untersuchungen über die Tasthaare. Sitzungsber. d. k. Akademie. 2. Abth. Bd. LXVI. Juliheft. 1872.
2. Merkel, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.
3. Ranvier, Nouvelles recherches sur les organes du tact. Comptes rend. de l'acad. des sciences. Tome XCI. 1880.
4. Szymonowicz, Die Nervenendigungen in der Epidermis und in den Tasthaaren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
5. Arnstein (Ostroumoff), Die Nerven der Sinushaare. Anat. Anz. X. 1895.
6. Botezat, Die Nervenendigungen in den Tasthaaren von Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897.
7. Dogiel u. Willanen, Die Beziehungen der Nerven zu den Grandry'schen Körperchen. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.
8. Bonnet, Studien über die Innervation der Haarbälge der Hausthiere. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.
9. Iwanoff, Die Nervenendigungen in den Bindegewebsmembranen bei Säugethieren. (Russisch.) Kasan 1893.

10. Ranvier, Traité technique d'histologie. II. Éd. 1889.
11. M. Lawdowsky u. Ph. Owsjannikow, Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie. Bd. II. 1888. (Russisch.)
12. Jobert, Contribution à l'étude du système nerveux sensitif. Journ. de l'anat et de la physiol. 1870—1871.
13. Orru, J. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre. Bd. XV. 1884.
14. Sertoli e Bizzozero, Sulla terminatione dei nervi nei peli tattili. Milano 1872.
15. Arnstein, Die Nerven der behaarten Haut. Wiener Sitzungsber. Bd. LXXIV. 1876.
16. Leontowitsch, Neue Befunde zur Frage über die Innervation der Haut des Menschen. (Russisch.) Mem. de l'Acad. de sciences de St. Pétersbourg. Vol. IX. Sér. VIII. Cl. phys.-math.
17. Retzius, Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. IV u. VI.
18. Ksjunin, Zur Frage über die Nervenendigungen in den Tast- oder Sinushaaren. (Russisch.) Russisches Archiv für Pathologie, klin. Medicin u. Bakt. Bd. III. Heft 5. 1899. — Archiv für mikr. Anat. Bd. LIV. 4. Heft.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Querschnitt durch die Haut des Schweinsrüssels. Intraepitheliale Nervenendigungen des II. Typus. *1*, Stratum corneum; *a*, Bündel markhaltiger, in der Bindegewebspapille nach oben ziehender Fasern; *b*, Nervenfasern dringen auf der Kuppe der Papille ins Epithel, woselbst sie ein dichtes, die Zellen des Epithels in Gestalt von Netzen (*c*) umflechtendes Geflecht aus varicösen Fädchen bilden. Leitz, Obj. 6.

Fig. 2. Intraepitheliale Nervenendigung vom II. Typus. *a*, ein zwischen den Epithelzellen verlaufendes Ästchen, hervorgegangen aus der Theilung einer markhaltigen Faser; *b*, große Varicositäten am Ende desselben; *c*, Epithelzellen. Leitz, Obj. 6.

Fig. 3. Ein Theil der Nervenfaser der Fig. 3 bei stärkerer Vergrößerung. *a*, Nervenfaser; *b*, Dornen; *c*, varicöse Fädchen. Leitz, Öl-Immers. 1/12.

Fig. 4. Merkel'sche Körperchen auf einem Querschnitt durch einen Epithelwall. *a*, eine markhaltige, ihre Markscheide verlierende und in das Epithel eindringende Faser; *b*, Tastscheibe; *c*, Merkel'sche Zellen; *d*, Kern einer Merkel-schen Zelle. Leitz, Öl-Immers. 1/12.

Fig. 5. Merkel'sche Körperchen auf einem Flachschnitt. *a*, eine markhaltige Nervenfaser, deren Äste (*b*) Netze (*c*) um die Merkel'schen Körperchen (*d*) bilden. Leitz, Obj. 1/12. Öl-Immers.

Fig. 6. Eine Gruppe von Kolben im Bindegewebe unterhalb der Epithelwälle. *1*, Epithelwälle im Querschnitt; *a*, markhaltige Nervenfasern, die Kolben bilden; *b*, eine Gruppe von Kolben. Leitz, Obj. 6.

Fig. 7. Ein Krause'scher Endkolben aus dem Bindegewebe unterhalb der Epithelwälle. *a*, Endigung einer dicken markhaltigen Faser; *b*, Verzweigungen einer dünnen markhaltigen Faser im peripheren Theil des Innenkolbens. Leitz, Obj. 1/12. Öl-Immers.

Fig. 8. Ein Endkolben im Querschnitt. *a* und *b* wie in Fig. 7. *c*, Kolbenkapsel. LEITZ, Obj. 1/12. Öl-Immers.

Fig. 9. Ein MERKEL'sches Körperchen aus dem Epithel der äußeren Wurzelscheide eines Sinneshaares auf einem Längsschnitt durch ein Haar. *a*, eine Nervenfaser, die ihre Markscheide verloren hat, tritt in die äußere Wurzelscheide des Haares ein und bildet eine Tastscheibe (*b*) über einer MERKEL'schen Zelle (*c*); *d*, Kern der MERKEL'schen Zelle. LEITZ, Obj. 1/12. Öl-Immers.

Fig. 10. Der Nervenring eines Sinushaares. *1*, Haarwurzel, *2*, Glashaut, *3*, Talgdrüsen. An der Bildung des Nervenringes (*b*) nehmen einerseits Fasern aufsteigender Bündel theil (*a*), andererseits eine geringe Zahl markhaltiger, sich zum Haarhalse aus dem Hautepithel herabsenkender Fasern (*a'*); *d*, eine markhaltige Nervenfaser, welche eine Endverzweigung auf der Glashaut im oberen Abschnitt des Haares bildet. SEIBERT, Obj. 5.

Fig. 11. Längsschnitt durch ein Sinushaar. Allgemeinansicht der Nervenausbreitung auf den Sinushaaren. *1*, Haar; *2*, Grenze der äußeren Wurzelscheide (Glashaut); *3*, Talgdrüsen. *a*, ein Bündel markhaltiger Nervenfasern aus dem tiefen Geflecht der Haut; *b*, aufsteigende Bündel von Nervenfasern; *c*, die den oberen Nervenring bildenden Äste; *d*, Tastscheiben im Epithel der äußeren Wurzelscheide; auf der Glashaut sind in verschiedener Höhe die Plättchen der palissadenförmigen Endigungen gelagert (*e* und *e'*). LEITZ, Obj. 5.

Fig. 12. Längsschnitt durch ein Haar. Eine Endverzweigung auf einem Balken des Venensinus. *1*, äußere Haarbalghülle; *2*, Sinusbalken; *a*, aufsteigendes Bündel markhaltiger Nervenfasern; *b*, nervöse Endverzweigung. LEITZ, Obj. 6.

Fig. 13. Eine Nervenverzweigung, aus der Nähe einer Haarpapille. *1*, Haarzwiebel. LEITZ, Obj. 6.

Tafel XXXII.

Fig. 14. Nervenendigung in der Haarpapille. *1*, Glashaut; *2*, Papille eines Sinushaares; *b*, eine markhaltige Faser, die aus einem Nervenfaserbündel (*a*), entsprechend der Fig. 13*a*, zur Papille herabzieht, Vor dem Eintritt in die Papille verliert die Faser ihre Markscheide und verästelt sich in einzelne Fäden, von denen einige in Gestalt von Endverzweigungen an der Peripherie der Papille endigen. LEITZ, Obj. 5.

Fig. 15. Nervenendverzweigung in der Papille eines Haares auf einem Querschnitt durch die Haarzwiebel. Die Nervenfaser *a* bildet Plättchen *b*, welche zum Theil dem Epithel der Haarzwiebel (*1*) anliegen. SEIBERT, Obj. 5.

Fig. 16. Ein schräger Längsschnitt durch den oberen Abschnitt eines sinuslosen Haares des Schweinsrüssels. MERKEL'sche Körperchen im oberen Abschnitt der äußeren Wurzelscheide. *1*, *1*, Oberfläche der äußeren Wurzelscheide; *a*, Bündel markhaltiger Nervenfasern, deren marklose Äste in das Epithel der äußeren Wurzelscheide eindringen und in derselben mit Tastzellen endigen (*b*). REICHERT, Obj. 5.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein sinusloses Haar. *1*, Haarwurzel. Äste markhaltiger Nervenfasern (*a*) bilden die palissadenförmigen Endigungen, die sich mit einander vermittels feiner Queranastomosen verbinden (*c*). LEITZ, Obj. 6.

Sämmtliche Zeichnungen sind vermittels des OBERHÄUSER'schen Prismas angefertigt worden von Präparaten aus der Haut des Schweinsrüssels, welche in Methylenblau gefärbt und in molybdänsaurem Ammonium fixirt worden sind.

Über zwei Fasciolidengattungen.

Von

Adolf Darr

aus Eisenach.

Mit Tafel XXXIII—XXXV und 1 Figur im Text.

Die vorliegende Arbeit behandelt zwei Formen, von denen die eine von Herrn Prof. Völtzkow auf seiner Madagascarreise, die andere von Herrn Prof. Schauinsland auf seiner Reise nach dem Stillen Ocean (1896—1897) gesammelt wurde. Herr Privatdocent Dr. Brandes hatte die Güte, mir das ihm zur Verarbeitung überwiesene Material zur Untersuchung anzuvertrauen. Während die erste Form einer neuen Gattung angehörte, war die zweite einer Gattung einzureihen, die, obwohl bereits im Jahre 1828 aufgestellt, sich bisher der Anerkennung der Forscher nicht erfreute; ich bin in der Lage, auf Grund eingehender Untersuchungen die Berechtigung der Gattung nachzuweisen und sie genauer zu diagnosticiren.

Die Gattung Bathycotyle.

Bathycotyle[1] branchialis[2] n. g. n. sp.

Die Thiere, deren Beschreibung den ersten Theil dieser Arbeit ausmacht, stammen nach den Angaben des Sammlers Herrn Prof. Völtzkow von den Kiemen einer Makrelenart, die vor Pemba (Deutsch-Ostafrika) auf hoher See gefangen wurde. Die im Leben rothbraunen Thiere (Fig. 1, Taf. XXXIII) saßen wie aufgespießt auf den Kiemen des Wirthsthieres fest und wurden in Verbindung mit ihrer Anheftungsstelle in 30%igen Alkohol übergeführt, dessen Koncentration allmählich bis zu 70% gesteigert wurde. Da ich nur über zwei Exemplare verfügte, war es mir unmöglich, über den in mehrfacher

[1] Bathycotyle von βαθύς tief und κοτύλη Saugnapf.

[2] branchialis an den Kiemen lebend.

Hinsicht sonderbaren Bau dieser Thiere nach jeder Richtung Klarheit zu bekommen. Weiterhin wurde die Untersuchung durch den Umstand erschwert, dass ich es mit senilen Individuen zu thun hatte, wo der Körper in Folge der kolossalen Anschwellung der Uterusschläuche fast nur noch einen Eibehälter darstellte. Aus diesem Grunde sind die anderen Organe deformirt oder fast ganz verschwunden. Der Darm z. B. hat einen sehr unregelmäßigen Verlauf und zeigt in den caudalen Partien degenerirtes Epithel; auch der Inhalt der Hoden weist Zerfallserscheinungen auf, doch kann uns das um so weniger Wunder nehmen, als wir wissen, dass die Trematoden protandrisch zu sein pflegen.

Da über das Lebensalter der Trematoden zur Zeit Genaueres nicht bekannt ist, ist man lediglich auf Vermuthungen angewiesen, die sich in erster Linie auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane und ihrer Produkte stützen. Bei vielen Distomen vollzieht sich die Entwicklung der Eier im mütterlichen Organismus, bei anderen werden die Eier noch vor der Furchung oder während derselben abgelegt. Zu den ersten gehört *Bathycotyle.* Wir können uns vorstellen, dass dieses Verhalten mit der Lebensweise des Thieres zusammenhängt. Mir scheint die Erhaltung der Art bei einem an Seefischen lebenden ektoparasitischen Fascioliden besser garantirt zu sein, wenn die Embryonen im mütterlichen Körper heranreifen und bis zu seinem Absterben in ihm verweilen, weil er ihnen Schutz gewährt und wohl auch die Übertragung auf einen Zwischenwirth in so fern erleichtern dürfte, als er von seiner Anheftungsstelle schließlich abfallen mag und beim Zubodensinken der beutegierigen pelagischen Lebewelt ein auffallenderes Beuteobjekt darstellt. Analoge Verhältnisse sind uns ja bei den Cestoden bekannt, wo die Proglottiden ganz in die Bildung von Eiern aufgehen, und deren Schutz und Verbreitung übernehmen.

Bathycotyle branchialis wird durch den Bauchsaugnapf in zwei ungleiche Abschnitte getheilt, einen vorderen kleineren und einen hinteren größeren (Fig. 3). Beide Thiere sind etwa 9—10 mm lang; ihre Breite beträgt im vorderen Körpertheile 1,8 mm, auf der Höhe des Bauchsaugnapfes 2,2 mm. Dicht dahinter befindet sich eine leichte Einschnürung, die nur 1,7 mm ergab, dann erfolgt bis etwa in die Mitte des Hinterleibes eine Zunahme bis auf 2,1 mm, und gegen den aboralen Pol hin tritt eine Zuspitzung ein. Ähnliche Schwankungen zeigt die dorsoventrale Achse. Der Vorderkörper hat seine bedeutendste Dicke (1,86 mm) vor dem Bauchsaugnapf, etwa

in der Mitte des Hinterleibes beträgt sie 2,2 mm, sie nimmt aber gegen das caudale Ende hin schnell ab. Alle diese Maße werden durch die Dicke der Bauchsaugnapfgegend (Fig. 3 und 4) übertroffen. Hier wurden 2,7 mm gemessen, wovon 1,8 mm auf den Saugnapf (*bsn*), 0,75 mm auf die Lippen (*l*) und der Rest auf den Hautmuskelschlauch entfallen. Aus diesen Angaben ergiebt sich, dass der Körper vorn von rundlichem, hinten von ovalem Querschnitt ist und im Ganzen laterale Abplattung zeigt. Der Hinterleib ist die letzte Strecke in der Medianlinie gleichsam gekielt (Fig. 5). Das Kopfende erscheint abgerundet und trägt den Mundsaugnapf mit subterminaler Öffnung, an dem zugespitzten Hinterende liegt rein terminal der Excretionsporus. Der Leib ist nicht gerade gestreckt, vielmehr ist im vorderen Theile eine Krümmung bauchwärts, hinten eine dorsale Biegung zu beobachten, wie wir auf einem Medianschnitt sehen können (Fig. 3).

Die Körperoberfläche ist deutlich geringelt, eine Erscheinung, die wir bei Fascioliden öfter finden. Ich halte diese Ringelung, in Übereinstimmung mit Looss[1] und Braun[2], nur für den Ausdruck einer starken Längskontraktion. Sie ist am deutlichsten an den Stellen zu sehen, die eine starke Zusammenbiegung aufweisen; so besitzt z. B. die Ventralseite des Vorderleibes starke Ringwülste (Fig. 8 *f*), auf der Dorsalseite sind sie flach (Fig. 13). Umgekehrtes Verhalten zeigt aus den angegebenen Gründen der Hinterleib (Fig. 3). Ganz verschwindet die Ringelung nirgends, worüber wir uns nicht wundern dürfen, da die Thiere sich bei der Konservirung erfahrungsgemäß stark kontrahiren. Ich werde im zweiten Theile meiner Arbeit auf diese Verhältnisse näher einzugehen haben.

Die Körperoberfläche ist noch durch eine andere Eigenthümlichkeit ausgezeichnet. Auf Längs- und Querschnitten scheinen ihr Papillen von 6—8 μ Länge dichtgedrängt aufzusitzen (Fig. 15). Bei näherer Betrachtung und unter Zuhilfenahme von Tangentialschnitten stellen sie sich als Querschnitte von Rippen heraus, welche die Cuticula überziehen, indem sie polygonale Felder bilden (Fig. 14), mitunter von solcher Regelmäßigkeit, dass man ein Plattenepithel vor sich zu haben glaubt. Anscheinend bestehen sie aus dem gleichen Material wie die Cuticula, in die sie kontinuirlich übergehen. Leider wollte es mir nicht gelingen, eine feinere Struktur und damit ihre Bedeutung nachzuweisen.

---

[1] Looss, Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca Zoologica. Heft 16. Stuttgart 1894. p. 113.

[2] Braun, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. p. 571.

Der Mundsaugnapf (Fig. 3 *msn*) liegt in Form einer Kugel im Inneren, seine Öffnung ist von Lippen umgeben. Der Bauchsaugnapf, an der Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels gelegen, ist durch seine tiefe Aushöhlung bemerkenswerth (Fig. 3 *bsn*); aus ihm ragt an den uns vorliegenden Exemplaren ein Kiemenstrahl wie der Stiel eines Hammers hervor (Fig. 1). Wie wir aus den Fig. 3 und 4 im Längs- und Querschnitte ersehen, bildet der Bauchsaugnapf ein verhältnismäßig langes, weites Rohr. Er ist in die Tiefe des Körpers versenkt, reicht seitlich an den Hautmuskelschlauch vollständig heran und ist dorsal nur durch einen schmalen Zwischenraum, den die Darmschenkel (*i*) und der Uterus (*ut*) einnehmen, von ihm getrennt. Diese auffallend tiefe Versenkung und starke Entwicklung des Bauchsaugnapfes ist, so viel ich weiß, noch bei keinem Fascioliden beobachtet worden. Sie hat mir daher Anlass gegeben zu dem Namen *Bathycotyle*. In seiner Funktion als Haftorgan wird der Bauchsaugnapf durch die mächtig entwickelten Lippen (*l*) wirksam unterstützt.

Anatomie.

Die äußere Begrenzung des gesammten Körpers wird, wie bei allen Trematoden, von der Cuticula (Fig. 8 und 13 *cu*) gebildet, einer homogenen, leicht tingirbaren Schicht, die keinerlei Kerne aufweist. Zu der Frage nach der Entstehung dieser Schicht werde ich mich weiter unten bei der Besprechung der großen Fascioliden näher äußern, da *Bathycotyle* wegen seiner geringen Größe weniger dazu geeignet ist. Porenkanäle, von denen bei der Beschreibung der Trematodencuticula so oft die Rede ist, vermochte ich nirgends zu finden.

Die Dicke der Hautschicht beträgt durchschnittlich 4 μ, an den Erhöhungen der ringförmigen Kontraktionsstellen sowie an der das Lumen der Saugnäpfe auskleidenden Cuticula kann sie 5 μ übersteigen. Außerordentlich stark wird sie an den Lippen der Saugnäpfe, wo über 6 μ gemessen werden. Unter dieser Schicht befindet sich die sogenannte »Subcuticularschicht« LEUCKART's, eine bindegewebige Lage (Fig. 8 und 13 *scu*), die bei großen, muskelkräftigen Fascioliden sich zu einer Ringfaserschicht elastischer Natur differenziren kann[1]. Zu meinem Bedauern ist es mir unmöglich genauere Angaben über ihre Beschaffenheit bei den mir vorliegenden Exemplaren

[1] Vide: POIRIER, Contributions à l'histoire des Trématodes. Archives de Zoolog. Expér. et Gén. Deuxième série. Tome III. Paris 1885 und den zweiten Theil dieser Arbeit.

zu machen. Zahlreiche, stark färbbare Kerne, meist von spindelförmiger Gestalt, mit einem oder mehreren Nucleoli, sind in ihr und zwischen den Muskelfasern anzutreffen, die »Subcuticulardrüsen« von Brandes oder das in die Tiefe gerückte Epithel nach Blochmann. Wir werden später sehen, dass sie bei der Entstehung der Cuticula eine Rolle spielen.

Die Dicke der Subcuticularschicht kann je nach Kontraktion variiren. Auf der Ventralseite des Vorderkörpers betrug sie 30—40 μ, dorsal nur 15—20 μ, im Hinterleib durchschnittlich 15 μ.

Hinsichtlich ihrer Muskulatur weist unsere Art ziemliche Übereinstimmung mit den bisherigen Beobachtungen an Trematoden auf. Sie ist kräftig entwickelt und lässt mehrere Lagen von verschiedener Richtung unterscheiden. Unter der Subcuticularschicht ziehen Ringfasern (Fig. 8, 13 *rm*) hin, dann folgen Längsfasern (*ilm*) und endlich Diagonalfasern (*dm*). Mit den großen Formen der Gattung *Hirudinella*[1] hat *Bathycotyle* innere Längsfasern (Fig. 8 *ilm*) gemeinsam. Die Ausbildung des Muskelsystems ist nicht an allen Körperstellen die gleiche; Vordertheil und Hinterleib des Thieres, selbst Bauch- und Rückenseite des Vorderkörpers, weisen Verschiedenheiten auf. Fassen wir zunächst den Vorderkörper ins Auge, so fällt uns die reiche muskulöse Ausstattung auf. Wir können das verstehen, da der Vorderkörper wohl vorzugsweise die Bewegung und die Befestigung des Thieres übernimmt. Auf der Ventralseite bemerken wir zu äußerst eine Ringfaserschicht, in Bündeln von 25—30 μ Durchmesser vereinigt, danach Längsbündel, die einen Durchmesser von etwa 30 μ besitzen und in Abständen von 7—8 μ von einander verlaufen, dann Diagonalbündel von gleicher Mächtigkeit und in ziemlich gleichen Abständen, zuletzt Längsfasern, die im Gegensatz zu den Arten der Gattung *Hirudinella* eine kontinuirliche Lage nicht bilden und auf die Ventralseite beschränkt sind (Fig. 8 *ilm*). Abgesehen davon besitzen die Schichten der Dorsalseite eine geringere Mächtigkeit (Fig. 13). Eine solche Bevorzugung der Bauchseite ist öfter beobachtet worden, sie erstreckt sich bisweilen nur auf einzelne Muskelschichten, in anderen Fällen auf alle, wie z. B. bei *Opisthotrema cochleare* nach Fischer[2].

Der Übergang in die Muskulatur des Hinterleibes findet statt in der Gegend des Bauchsaugnapfes. Die Ringfasern setzen sich in die

---

[1] Siehe weiter unten.

[2] Fischer, Über den Bau von *Opisthotrema cochleare*. Diese Zeitschrift. 1884. p. 10.

Lippen des Saugnapfes und weiter nach hinten fort, dessgleichen die Längsbündel, die einen Theil ihrer Fasern auf der Ventralseite gleichfalls an die Lippen abgeben, die Diagonalmuskeln dagegen sind ähnlich wie bei *Hirudinella clavata*[1] oder *Fasciola hepatica* nur auf die Halsgegend beschränkt. Wir finden demnach im Hinterleib eine äußere, nach dem caudalen Pole hin spärlicher werdende Ringfaserschicht, nicht mehr in Bündeln auftretend, und darunter Längsbündel, die ebenfalls eine ungleichmäßige Entwicklung haben, indem auch hier die Bauchseite bevorzugt ist. Vom Bauchsaugnapf gehen eine Menge Längsfasern aus, die nicht im Hautmuskelschlauch weiter verlaufen, sondern sich in das Innere des Hinterleibes wenden; man sieht sie, Anfangs in 40—50 μ starken Bündeln zwischen den Geschlechtsdrüsen hinziehen, wobei sie die Dotterstöcke meist außen liegen lassen. Die Längsbündel haben ungefähr 24 μ Durchmesser und sind ziemlich 20 μ von einander entfernt. Je mehr wir uns dem caudalen Pole nähern, desto weiter werden die Abstände, und desto dünner die Bündel, bis endlich in der Nähe des Hinterendes nur wenig Muskelfasern zu finden sind. Dorsoventrale Muskelzüge (20 μ) werden zwischen den Genitaldrüsen beobachtet. Aus Mangel an Material muss ich es mir leider versagen, auf die histologische Struktur der Muskelfasern näher einzugehen. Ich konnte in den Längsbündeln des Vorderkörpers etwa 40 Fasern zählen; der Durchmesser der einzelnen Faser betrug 2,2 μ. An besonders günstigen Stellen fand ich eine hellere centrale Partie von etwa $^1/_2$ μ Durchmesser. Vermuthlich haben wir es mit Röhrenmuskeln zu thun, wie sie bei *Bilharzia* und *Temnocephala*[2] u. A. gefunden worden sind, und wie wir sie im zweiten Theile meiner Arbeit in besonders schöner Ausbildung kennen lernen werden. Die Muskulatur und sämmtliche Organe sind in dem Parenchym suspendirt, über das ich bei unseren Thieren nichts weiter aussagen kann, als dass es sehr dicht ist und in ihm vielfach spindelförmige Kerne zu erkennen sind.

Das Exkretions- oder Wassergefäßsystem ist bei unseren Individuen, zweifellos in Folge der starken Entwicklung der Uterusschlingen, nicht kontinuirlich zu verfolgen. Vom Exkretionsporus (Fig. 2 u. 3 *pe*) führt ein feiner Kanal von 80 μ Länge in die Exkretionsblase (*exb*); derselbe ist mit einer Fortsetzung der Cuticula ausgekleidet und zeigt einige unbedeutende Erweiterungen. Die

---

[1] Poirier, l. c. u. weiter unten.

[2] Brandes, Zum feineren Bau der Trematoden. Diese Zeitschr. Leipzig 1892. p. 575.

Exkretionsblase, ungefüllt als sehr schmaler Spalt zwischen den in diesem Falle sich fast berührenden Darmschenkeln sichtbar, ist im gefüllten Zustande von außerordentlicher Größe; sie ist 0,8 mm breit und erstreckt sich fast 2 mm weit nach vorn. An ihrem vorderen Ende erfolgt eine Einschnürung, aus ihr geht ein etwa 0,3 mm breiter Kanal hervor und läuft, enger werdend, ventral unter dem hinteren Hoden hin. Von da ab ist er nicht mehr weiter zu verfolgen, doch berechtigen uns die Verhältnisse bei anderen Trematoden zu der Annahme, dass hier eine Theilung oder Gabelung erfolgt. Die Exkretionsblase entbehrt einer epithelialen Auskleidung, eine dünne homogene Membran, vielleicht elastischer Natur, scheint ihre Wandung auszumachen. Es glückte mir nicht, die Einmündung der Längsgefäße in die Endblase nachzuweisen, sie kamen mir erst vor dem Bauchsaugnapf zu Gesicht; dort bilden sie beiderseits einen schmalen, zwischen Hautmuskelschlauch und Darmschenkel gelegenen Spalt und gehen dorsal vom Pharynx in einander über. Sie werden von einem zelligen Belag, wohl einem einschichtigen Epithel ausgekleidet und sind bis zu 0,1 mm breit. Die weiteren Verästelungen des Exkretionssystems zu verfolgen oder gar die Wimperflammen aufzufinden, war ein Ding der Unmöglichkeit. Der Inhalt der Blase und der Gefäße scheint aus einer klaren Flüssigkeit zu bestehen, in welcher keinerlei Konkretionen nachweisbar sind.

Saugnäpfe.

Die Bewegung der Fascioliden erfolgt, wie wir wissen, mit Hilfe der beiden Saugnäpfe, zugleich ist der Mundsaugnapf in den Dienst der Nahrungsaufnahme getreten, der Bauchsaugnapf dagegen ist ein specifisches Haftorgan. Wie bei den Polystomen eine Reihe von Saugnäpfen gebildet sind, um den ektoparasitisch lebenden Thieren das Anhaften an ihren Wirth zu erleichtern, so müssen wir auch bei denjenigen *Digenea*, welche eine mehr oder weniger ektoparasitische Lebensweise haben, eine Anpassung in dieser Richtung beobachten können. Sie äußert sich bei *Bathycotyle* in der mächtigen Entwicklung des Bauchsaugnapfes und der beträchtlichen Länge der ihn umgebenden Lippen. Was die Größe der beiden Saugnäpfe anlangt, so besitzt der Bauchsaugnapf nahezu den doppelten Längsdurchmesser (1,95 mm) des Mundsaugnapfes (1 mm); die Dickenunterschiede sind weniger beträchtlich — nämlich 1,30 gegen 0,95 mm —, ihre Wanddicke ist ungefähr gleich, ca. 0,35 mm (vgl. Fig. 3). Das

Lumen des Mundsaugnapfes kann bis auf 0,22 mm steigen, das des Bauchsaugnapfes beträgt 0,6—0,7 mm.

Beide Organe werden von einer homogenen Membran überzogen, einer Fortsetzung der Cuticula, deren polygonale Erhöhungen sie aber entbehrt; außerdem sind sie von einer dünnen Hülle elastischer Natur umgeben. Der Hauptsache nach bestehen sie aus verschiedenen kontraktilen Faserzügen, die in ein bindegewebiges Lager eingebettet sind. Entsprechend den Beobachtungen LEUCKART's können wir eine Radiär- (Fig. 7 *rd*), eine Äquatorial- (*aequ*) und eine Meridionalfaserschicht (*mr*) unterscheiden. Die Radiärfasern, welche zwischen den Begrenzungsflächen von außen nach innen laufen, machen die Hauptmasse aus. Ihnen stehen an Bedeutung am nächsten die Ring- oder Äquatorialfasern; sie liegen dicht unter der peripheren und centralen Begrenzung regelmäßig zwischen den Radiärfasern angeordnet, die peripheren zu Bündeln von 30—40 μ Dicke und 6 μ Breite vereinigt, die centralen in Reihen, deren Einzelfasern (18—20) über einander in koncentrischen Kreisen liegen. Beide Lagen gehen am vorderen und hinteren Ende des Saugnapfes in einander über; an der Mundöffnung bilden sie, beträchtlich verstärkt, einen Sphinkter. Die Meridionalfasern sind nur in geringer Anzahl vorhanden, liegen den Ringfasern peripher an und bilden eine 24 μ dicke Schicht.

Der Bauchsaugnapf zeigt, — von dem Fehlen der inneren Öffnung abgesehen — ganz entsprechende Verhältnisse, nur sind die Ringfasern kräftiger entwickelt. Auf Durchschnitten des Saugnapfes, zumal des Bauchsaugnapfes, sieht man Bilder, die an die von BRANDES[1] vom Endsaugnapf bei *Gastrothylax* gegebenen Abbildungen erinnern. Ein mit reichlichen Kernen versehenes Maschenwerk liegt zwischen den Muskeln, doch wollte es mir nicht gelingen, eine Verbindung mit dem Nervensystem mit Sicherheit nachzuweisen. Ebenfalls kommen hier die sogenannten großen Zellen, die man neuerdings für Myoblasten angesprochen hat, die aber nach SCHUBERG zum Nervensystem gehören sollen, sehr schön zu Gesicht, namentlich kann man recht gut die von ihnen ausgehenden Fortsätze bis an die Muskelfasern verfolgen. Sonst sind die großen Zellen trotz der nicht geringen Muskelentwicklung selten anzutreffen. Ob wir es mit Muskelbildnern (Myoblasten) zu thun haben oder mit Nervenzellen, wird an anderer Stelle unserer Abhandlung erörtert werden.

---

[1] BRANDES, Die Gattung *Gastrothylax*. Abhandl. der naturforschend. Gesellschaft zu Halle. XXI. 1896—1898.

Verdauungsapparat.

An den Mundsaugnapf schließt sich direkt der muskulöse Pharynx (Fig. 3 *ph*) an. Looss[1] ist der Ansicht, dass, wo ein Pharynx vorhanden ist, sich auch zwischen ihm und dem Mundsaugnapf ein Vorhof einschiebe. Bei *Bathycotyle* kann ich keinerlei Andeutung davon finden, E. v. Ofenheim[2] macht dieselbe Bemerkung bei *Anaporrhutum.* Der Struktur nach ist der Pharynx vom Mundsaugnapf durch den Mangel von Meridionalfasern und die geringere Stärke der Ringfaserschicht unterschieden; die inneren Ringfasern sind unbedeutend, gegen das Ende verstärkt sich die Ringfaserschicht zu einem Schließmuskel, welcher die Aufgabe hat, einen Abschluss gegen den Ösophagus herbeizuführen. Der Cuticularbelag des Mundsaugnapfes setzt sich in gleicher Stärke über Pharynx und Ösophagus fort. Der Pharynx besitzt konische Gestalt, misst an der Basis, mit welcher er dem Saugnapf anliegt, 0,37 mm im Durchmesser und ist ungefähr eben so lang; am stärksten entwickelt ist seine dorsale Hälfte. Im Verhältnis zur Größe ist das Lumen ansehnlich, und zwar am größten in der Mitte, wo 0,1 mm gemessen wurden. Der Ösophagus (*oe*) ist ein dünnwandiges Rohr von veränderlicher Länge und Dicke. Bei einem Thiere besaß er eine Länge von 0,2 mm und einen Durchmesser von 0,1 mm, beim andern war der Durchmesser erheblich größer und die Länge entsprechend reducirt. In der Wandung findet man muskulöse Elemente, nämlich eine innere, stärkere Ring- und eine äußere, schwächere Längsfaserlage. Je nach dem Kontraktionszustand dieser Fasern ist die Oberfläche des Ösophagus in Längs- bezw. Ringfalten gelegt. Die typische Ösophagealstruktur setzt sich noch eine kurze Strecke weit auf die beiden Schenkel (*i*) fort, die vom unpaaren Rohre abgehen. Diese hier sehr gering entwickelte Eigenthümlichkeit finden wir nach Leuckart bei *Fasciola hepatica* und *Paragonimus Westermanni*, bedeutend verstärkt wieder, dessgleichen bei *Hirudinella clavata*[3] nach eigenen Untersuchungen.

Die Gabelung in die beiden Darmschenkel vollzieht sich bei meinen stark kontrahirten Exemplaren über dem Pharynx, dem der gleichfalls nach vorn umbiegende Ösophagus dorsal anliegt (Fig. 3 *oe*). Bemerkenswerth ist ihr unregelmäßiger Verlauf. Vor ihrer Ursprungs-

---

[1] Looss, Die Distomen etc. p. 138.

[2] Ernst v. Ofenheim, Über eine neue Distomidengattung. Zeitschr. für Naturwissenschaften. Stuttgart 1900. p. 150.

[3] Siehe unten.

stelle wenden sie sich nach vorn, über dem Mundsaugnapf biegen sie um und laufen bis ins Hinterende des Leibes, wo sie blind endigen. In der Halsgegend liegen sie stark gewunden zwischen den Uterusschläuchen, den Bauchsaugnapf passiren sie dorsal; hinter ihm nähern sie sich einander so sehr, dass sie sich fast berühren. Über dem ersten Hoden weichen sie aus einander, um dem Ovarium Platz zu machen (Fig. 5), und endigen seitlich von der Excretionsblase. Ihr Lumen ist in Folge der kolossalen Anschwellung der Uterusschläuche erheblichen Schwankungen unterworfen. Anfangs unbedeutend, erreicht es vor dem Bauchsaugnapf den beträchtlichen Durchmesser von 0,3 mm, gleich darauf, während der Darm sich über dem die Höhe des ganzen Körpers durchsetzenden Bauchsaugnapf (Fig. 5 *i*) hindurchzwängt, nimmt es bis auf 70 μ ab; im Hinterleib verändert es sich beständig. Es kommt öfter vor, dass der eine Darmschenkel gegen den Hautmuskelschlauch gepresst ist, während der andere zwischen den inneren Organen liegt. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir diese asymmetrische Lage auf die erwähnte enorme Entwicklung der Uterusschläuche zurückführen. Endlich ist noch zu erwähnen, dass der vordere Theil des Darmes Ausbuchtungen besitzt (Fig. 10).

Wie bei den Trematoden überhaupt, hat der Darmkanal von *Bathycotyle* eine eigene Wandung, welche sich aus Epithel und Muscularis aufbaut (Fig. 10). Was zunächst die letztere anlangt, so besteht sie aus inneren Ring- (*rm*) und äußeren Längsfasern. Von Interesse ist das Epithel (*epi*) durch seine Zusammensetzung aus Cylinderzellen, welche an der Basis einen Kern tragen und nach oben spitz endigen. Bei der näheren Untersuchung fiel mir ein Unterschied in der Größe der Epithelzellen je nach der Körpergegend auf. In dem Anfangstheile des Darmes sind auf eine Strecke von etwa 200 μ die Cylinderepithelien ca. 63 μ hoch, an der Basis 6 μ breit, wogegen weiter hinten nur bis zu 16 μ Länge und 2—3 μ Basalbreite festgestellt wurden. Man darf daraus wohl den Schluss ziehen, dass die Funktion der vorderen Darmpartien eine andere ist als die des übrigen Darmes. In der Litteratur finde ich nur eine einzige entsprechende Angabe[1]. Looss hat nämlich bei *Brachycladium palliatum* beobachtet, dass »die Seitenzweige des Ösophagus«, die zum eigentlichen Darm hinleiten, 9 μ hohe Cylinderzellen besitzen, die allmählich höher werden und in die Darmepithelzellen übergehen, die zwei- bis

[1] Braun, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Die Beobachtungen Poirier's, die Braun außerdem anführt, entsprechen nicht den Thatsachen, wie ich weiter unten zeigen werde.

dreimal so lang sind, — also gerade das entgegengesetzte Verhalten. Was endlich die Nahrung unseres Fascioliden anlangt, so liegt schon wegen seines Aufenthaltes an den Kiemen die Vermuthung nahe, dass sie aus dem Blute seines Wirthes besteht. In der That können wir im Pharynx noch unzersetzte Blutkörperchen finden, im Darme selbst werden sie undeutlich, granulös und lösen sich auf. Die kräftige Muskulatur setzt das Thier leicht in den Stand, die zarten Kiemenmembranen, welche den Gasaustausch des Blutes vermitteln, zu verletzen.

Nervensystem.

Es kann bei dem Mangel an Material und nach dem, was wir über den Alterszustand der Individuen wissen, nicht überraschen, dass ich über das Nervensystem nur wenig Angaben machen kann. Was ich sah, erinnerte an die von anderen Trematoden her bekannten Verhältnisse. Über dem Pharynx liegen die beiden Cerebralganglien mit ihrer Commissur. Von ihnen gehen Nerven nach vorn und hinten ab, die sich nicht verfolgen lassen. Vor dem Bauchsaugnapf scheint beiderseits eine ganglionäre Anschwellung vorhanden zu sein, im Hinterleibe bemerkte ich vereinzelte Andeutungen des Längsnerven. Das vielleicht als Nervenverästelung zu deutende Maschenwerk in den Saugnäpfen habe ich bereits oben erwähnt.

Geschlechtsorgane.

Mit der weit überwiegenden Mehrzahl der Trematoden ist *Bathycotyle* ein Zwitter, der männliche und weibliche Genitalien in sich vereinigt. Die Geschlechtsorgane sind so mächtig entwickelt, dass sie den Körper fast vollständig erfüllen. Die Geschlechtsdrüsen (Fig. 2 u. 3) (zwei Hoden [t_1 und t_2] und ein Ovarium [*kst*]) liegen auf der Ventralseite des Hinterleibes unter und zwischen den Darmschenkeln. Ihre Endausführungsgänge münden durch einen (Fig. 2, 3, 9 *pg*) gemeinsamen Genitalporus in der Medianlinie unter dem Pharynx nach außen. Von *D. ovocaudatum* und *D. variegatum* ist uns eine ähnliche Lage bekannt. Der Porus führt in eine 0,12 mm breite und doppelt so lange Erweiterung, das von einer cuticularen Membran ausgekleidete Genitalatrium (Fig. 9 *ga*). Die cuticulare Membran ist, obwohl in ihrem äußeren Aussehen, ihrer Struktur und ihrem chemischen Verhalten mit der Cuticula der Körperoberfläche übereinstimmend, nicht mit ihr identisch, denn Looss[1] konnte auf

[1] Looss, Die Distomen etc. p. 272.

entwicklungsgeschichtlichem Wege nachweisen, dass das Genitalatrium ein Anhang der Geschlechtsorgane, keine Einstülpung der äußeren Haut ist. Muskelelemente, in erster Linie Ringfasern, sind in der Wandung zahlreich anzutreffen und ermöglichen einen Verschluss des Atriums. In seiner Tiefe liegen auf einer kleinen Erhöhung männliche (*mgo*) und weibliche (*wgo*) Geschlechtsöffnung neben einander, jene rechts, diese zur Linken.

Männlicher Geschlechtsapparat.

Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus zwei Hoden (Fig. 2 und 3), den Vasa deferentia, einer Vesicula seminalis (*vs*) und dem Ductus ejaculatorius (*de*). Auf den eben erwähnten Figuren sehen wir, dass die Hoden ungefähr in der Medianlinie des Hinterleibes hinter einander liegen und durch den Keimstock und das Ootyp von einander getrennt sind (siehe auch Fig. 6). In systematischer Hinsicht ist diese Anordnung von Bedeutung, da Looss[1] sie benutzt zur Unterscheidung der einzelnen Genera von einander. So kommt die für unsere Formen angegebene Lagerung der Geschlechtsdrüsen beispielsweise den Gattungen *Sphaerostomum* Looss, *Urogonimus* Monticelli, *Clinostomum* Leidy etc. zu. Die beiden samenbereitenden Organe sind in Folge der Druckwirkungen, welche die umgebenden Organe auf sie ausüben, von unregelmäßiger Gestalt. Der hintere Hoden (t_2) ist etwas dorsoventral abgeplattet und besitzt als höchsten Breitenwerth 0,96 mm. Der vordere (t_1) ist in seinem Hinterende fast von dreieckigem Querschnitt (Fig. 5), wird dann rundlich und läuft nach vorn in eine Spitze aus; er erreicht eine Breite von 0,54 mm und eine Länge von 0,64 mm.

Was ihren histologischen Bau anlangt, so vermag ich nur so viel zu sagen, dass sie von einer dünnen Membran, wahrscheinlich einer Modifikation des Körperparenchyms, umgeben sind. Die Hoden sind mit kleinen Kügelchen erfüllt, und es waren weder Sperma noch Bildungszellen unterscheidbar. Ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich diese Beschaffenheit — der guten Erhaltung der weiblichen Drüsen gegenüber — für ein Anzeichen von Altersdegeneration ansehe. Von ihrer dem Bauchsaugnapf zugewendeten Seite sieht man je ein Vas deferens entspringen, einen sehr dünnen Kanal, dessen Lumen nur an einigen Stellen bis auf 20 μ anschwillt. Beide Kanäle

[1] Looss, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Ägyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XII. 5. u. 6. Heft. 1899.

sind bis zum Bauchsaugnapf nach vorn zu verfolgen. Hier aber werden sie so unbedeutend, dass ich sie aus den Augen verlor. Jenseits des Bauchsaugnapfes werden sie wieder sichtbar, worauf ihre Vereinigung zur Vesicula seminalis (*vs*) etwa in der Mitte des Vorderkörpers sich vollzieht. Eine homogene Membran überzieht beide Theile des männlichen Apparates, die anscheinend muskulöser Ausstattung entbehren. Die Vesicula ist nur mäßig mit Sperma gefüllt; sie besitzt einen mittleren Durchmesser von 90 μ (Fig. 3). Nachdem sie eine Windung von links nach rechts ausgeführt hat, mündet sie in einen 0,2 mm langen, innen mit feinen, protoplasmatischen Fortsätzen ausgestatteten Kanal, den Ductus ejaculatorius (Fig. 3 *de*). Unter und zwischen den Ring- und Längsmuskelfasern, womit er versehen ist, finden wir viele kleine kolbenförmige Zellen mit Kern und Kernkörperchen vor, die als Prostatadrüsen zu deuten sind. Ein Cirrus ist nicht vorhanden. Aus diesem Grunde, und wenn man bedenkt, dass die Lebensweise der Thiere eine Kopulation sehr erschwert, möchte man fast annehmen, dass eine Selbstbefruchtung stattfindet. Diese würde in der Weise vor sich gehen, dass der Inhalt der Vesicula seminalis in das Genitalatrium entleert wird, von wo er durch Kontraktion in den Uterus gepresst wird. Das Vorhandensein von Sperma in dem Genitalatrium und den angrenzenden Theilen des Uterus scheint für diese Annahme zu sprechen. Looss[1] hat Selbstbefruchtung bei Thieren mit fehlenden Kopulationsorganen oft beobachten können.

Weibliche Organe.

Der Keimstock (Ovarium) (*kst* Fig. 6), die voluminöseste Geschlechtsdrüse des Thieres, liegt, wie bereits erwähnt, gleichfalls im Hinterleib. Er ist von eiförmiger Gestalt, sein dorsoventraler Längsdurchmesser beträgt 1,32 mm, seine Dicke 0,9 mm. Die Wand des Ovariums wird von einer strukturlosen Membran gebildet; dieser liegt innen das Keimepithel an, aus welchem die Eikerne hervorgehen, daher dieselben an der Peripherie sehr klein sind (2 μ und weniger) und gegen das Centrum und den Eileiter hin an Größe zunehmen. Die größten Zellen messen 6 μ im Durchmesser und lassen einen ansehnlichen Kern erkennen; meist haben sie sich durch gegenseitigen Druck abgeflacht und polygonale Umrisse angenommen. Auf der Ventralseite entspringt dem Keimstock ein sich stark verengernder (4 μ) Kanal, der Keimgang (*kg*) oder Eileiter (Oviduct); von ihm

[1] Looss, Die Distomen etc. p. 229.

geht nach kurzem Verlaufe der LAURER'sche Kanal (*lk* Fig. 6) ab, zugleich mündet der Abgangsstelle gegenüber der unpaare Dottergang ein (*dg*). Ein Receptaculum seminis fehlt.

Der LAURER'sche Kanal ist Anfangs ungefähr eben so eng wie der Oviduct. Er hält zunächst eine vertikale Richtung ein und schwillt zweimal (Fig. 6) beträchtlich an. Die erste, etwas kugelige Anschwellung besitzt einen Durchmesser von etwa 0,16 mm; ein feiner, kaum 3 μ breiter, 24 μ langer Kanal verbindet sie mit der zweiten Erweiterung von herzförmiger Gestalt, deren Länge 50 μ, und deren Breite 64 μ beträgt. Nunmehr bildet der Kanal eine Art Knie, indem er, 10 μ breit, nach hinten umbiegt und längs der Ventralfläche des hinteren Hodens auf eine Strecke von etwa 0,32 mm hinläuft, während das Lumen sich vielfach verändert und zwischen 10—22 μ schwankt. Alsdann biegt er abermals dorsalwärts um, sein Lumen verringert sich allmählich so stark, dass ich die dorsale Ausmündungsstelle vergebens suchte.

Seine Wandungen bestehen aus einer feinen, homogenen Membran und einer aus Ring- und Längsfasern sich zusammensetzenden schwachen Muscularis. Nur an dem Verbindungskanal der beiden Erweiterungen sind die Ringfasern etwas verstärkt; vielleicht haben sie als Schließmuskel zu fungiren. Die Oberfläche der Membran ist meist glatt. Allerdings schien es an einigen Stellen, als ob sie spitze Fortsätze trüge, wahrscheinlich sind es nur Querschnitte von Längsfalten, die durch die Kontraktion der Muskelfasern erzeugt worden sind, keine konstante Bildungen, wie es etwa die Stacheln sind, die JAEGERSKIÖLD[1] im LAURER'schen Kanal von *Ogmogaster plicatus* beschreibt.

Eine einzige Anschwellung des LAURER'schen Kanals haben FISCHER[2] bei *Opisthotrema*, LOOSS[3] bei *Distomum ovocaudatum* beobachtet, nur handelt es sich im letzten Falle um keine konstante Bildung. Eine doppelte Anschwellung konnte ich an einigen Exemplaren von *Hirudinella clavata* feststellen.

Bedeutung des Laurer'schen Kanals.

Über die Funktion des LAURER'schen Kanals sind die verschiedensten Vermuthungen geäußert worden. STIEDA, der seine äußere Öffnung bei *Fasciola hepatica* entdeckte, sprach ihn als Ableitungs-

---

[1] JAEGERSKIÖLD, Über den Bau von *Ogmogaster plicatus*. Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Handl. Bd. XXIV.

[2] FISCHER, Über den Bau von *Opisthotrema cochleare*.

[3] LOOSS, Die Distomen etc. p. 207.

kanal für überflüssiges Dottermaterial an. Später, als er Spermatozoen darin fand, hielt er ihn für die Vagina. SOMMER[1] vertritt die Ansicht, dass der LAURER'sche Kanal dazu bestimmt sei, den Überfluss an Geschlechtsprodukten nach außen abzuführen. Die zweite Auffassung STIEDA's wurde in neuerer Zeit von PINTNER[2] vertheidigt, indem er von der irrigen Voraussetzung ausging, dass die Vagina der Cestoden mit dem LAURER'schen Kanal homolog sei. Ich kann es mir ersparen, auf diese Frage näher einzugehen, da BRANDES[3], LOOSS und kürzlich auch OFENHEIM[4] sie gründlich erörtert haben.

Es ist ihnen meiner Meinung nach gelungen, den Nachweis der Unrichtigkeit der STIEDA-PINTNER'schen Ansicht zu führen. Ob aber mit OFENHEIM der LAURER'sche Kanal für »ein Sicherheitsventil, jedoch nicht, wie SOMMER annahm, für die Produkte des eigenen Körpers, welche voraussichtlich nur nach Maßgabe ihres Bedarfes erzeugt werden, sondern für das von einem fremden Individuum ..... von außen eingeführte Sperma« angesehen werden muss, will mir vorerst noch fraglich erscheinen.

Die Wahrheit dürfte wohl in der Mitte liegen. POIRIER[5] hat, als er verschiedene Altersstadien von *Hirudinella clavata* untersuchte, gefunden, dass mit Beginn der Geschlechtsreife in dem bisher leeren Kanal Spermatozoen auftreten, da sich die Hoden zuerst entwickeln. Später, wenn die weiblichen Geschlechtsdrüsen in voller Thätigkeit sind, treffen wir besonders Dotterkörner an, und endlich, wenn der Uterus angefüllt ist mit Eiern, erscheinen auch Primordialeier. Meine eigenen Erfahrungen an *Hirudinella* bestätigen seine Angaben durchgängig. Bei *Bathycotyle* treffen wir nun, trotzdem die Anfangstheile des Uterus von Spermatozoen förmlich gedehnt werden, von Sperma keine Spur in beiden oben erwähnten Anschwellungen, wohl aber sind sie mit Dottermaterial prall gefüllt. Entsprechende Angaben finden wir vielfach in der Litteratur. Es geht daraus hervor,

---

[1] SOMMER, Die Anatomie des Leberegels *Distomum hepaticum* L. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.

[2] TH. PINTNER, Neue Beiträge zur Kenntnis des Bandwurmkörpers. Arb. d. Zool. Institut zu Wien. Bd. IX. Heft 1. — Ders., Nochmals über den Begattungsakt der parasitischen Plathelminthen. In: Centralbl. für Bakteriologie und Parasitenkunde. Bd. IX. 1891. Nr. 22.

[3] G. BRANDES, Zur Frage des Begattungsaktes bei den endoparasitischen Trematoden. In: Centralbl. f. Bakteriologie und Parasitenkunde. Bd. IX. 1891. Nr. 8.

[4] OFENHEIM, l. c.

[5] POIRIER, l. c. p. 567.

dass Eier, wie Dottermaterial und Sperma sich im Kanal vorfinden können und gelegentlich durch ihn nach außen befördert werden[1].

Die Dotterstöcke (Fig. 2) nehmen bei *Bathycotyle* nur den Hinterleib ein, wo sie vom aboralen Pol bis zum vordersten Hoden reichen. Sie liegen außerhalb der Darmschenkel dem Hautmuskelschlauche unmittelbar an. Es sind paarige Drüsen, aus unverästelten Schläuchen (*dz*) bestehend, so weit ich feststellen konnte, fünf bis sechs auf jeder Seite, die sich bis auf 26 μ der Oberfläche des Körpers nähern und unter den mannigfaltigsten Windungen der Mitte der Ventralseite des Hinterleibes zustreben (Fig. 2). Jederseits entsteht durch Vereinigung der Schläuche ein gemeinsamer Ausführungskanal, durch deren Zusammenfluss der unpaare Dottergang (Fig. 6 *dg*), welcher in den Keimleiter einmündet, gebildet wird. Die Gestalt der Dotterstöcke erinnert an die bei *Hemiurus digitatus* Looss[2], nur dass hier die Schläuche kurz und weniger zahlreich sind. Bei *Bathycotyle* steigen die Kanäle beiderseits dorsalwärts empor (Fig. 5 *dk*). Auffallend groß ist der Durchmesser der Dotterkanäle. Er beträgt 64 μ, der der Sammelkanäle etwa 70 μ, der unpaare Dottergang aber verengt sich bis zu 30 μ.

Sie sind in das Parenchym eingebettet und besitzen innen ein deutliches Epithel, welches die Dotterzellen erzeugt. Wir können an jedem Kanal eine äußere stärker tingirbare Schicht von den fertigen Zellen unterscheiden, welche keine Farbe annehmen. Diese lassen einen deutlichen Kern erkennen und sind aus feinen, gelblichbraunen, stark lichtbrechenden Kügelchen zusammengesetzt. Eben so wie die Eizellen sind sie in Folge gegenseitiger Abplattung polyëdrisch gestaltet. Eine Auflösung der Dotterzellen, ein Verschwinden des Kernes tritt nicht ein, denn ich habe sowohl im Laurer'schen Kanal als auch im Ootyp, selbst in den frisch gebildeten Eiern die vollständigen Zellen mit Kern aufgefunden. Ihr Durchmesser beträgt 8 μ, ist somit größer als der der Primordialeier.

Der Abgang des Laurer'schen Kanals und die Einmündung des unpaaren Dotterganges erfolgt in der Schalendrüse (*sd*), einem kompakten Drüsenkomplex von 0,8 mm Durchmesser. Sie liegt rechts und ventral zum Ovarium und wird aus einer bedeutenden Zahl von ca. 5 μ großen, einzelligen Drüsen zusammengesetzt, welche in radiärer Anordnung den Keimleiter umgeben. Dessen kernhaltige Membran

[1] Vgl. G. Brandes, Die Familie der Holostomiden. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Systematik etc. Bd. V. p. 565.

[2] Looss, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Ägyptens etc. Taf. XXVIII, Fig. 48.

wird von den Ausführungsgängen der kolbenförmigen Drüsen durchbohrt. Nachdem er die Drüse in einigen Windungen durchzogen hat, in welchen man die verschiedenen Stadien der Eibildung verfolgen kann, daher dieser Theil auch den Namen Ootyp (*br*) führt, erweitert sich der Keimleiter zum Uterus, der alsbald beträchtliche Dimensionen annimmt. In seinem stark gewundenen Anfangstheil sind mächtige Spermamassen enthalten; wir können diesen Theil mit Looss als Receptaculum seminis uterinum (Fig. 6 *rsut*) bezeichnen. Bei unseren alten Exemplaren, wo der Uterus (*ut*) in regellose Schlingen gelegt ist, welche den ganzen Körper anfüllen und die anderen Organe einengen und deformiren, ist es unmöglich, den eigentlichen Verlauf im Einzelnen zu verfolgen. Er zieht Anfangs auf der Bauchseite caudalwärts, biegt dann, dorsal verlaufend, nach vorn um und passirt als dünner Kanal (Fig. 4 *ut*) die Höhe des Bauchsaugnapfes, führt aber nicht direkt zum Genitalatrium, sondern dorsal bis zum Mundsaugnapf, und wendet sich hier abermals caudalwärts. Am Bauchsaugnapf angekommen, beschreibt er einen Bogen und wendet sich nun erst in gerader Richtung als fast 0,8 mm dicker Schlauch der Ausmündung zu und endigt in eine enge, muskulöse, 0,3 mm lange Vagina.

Die Uteruswandung ist mit einem einschichtigen, zahlreiche, sich stark färbende Kerne enthaltenden Epithel (Fig. 13 *ep.ut*) überzogen; ihre Muskulatur besteht aus regelmäßig angeordneten feinen Ring- und Längsfasern. Am Endtheil treten die Ringfasern in Bündeln auf, auch die Längsfasern sind stärker, außerdem sind Drüsen in der Wandung anzutreffen.

Der Inhalt des Uterus besteht aus Eiern, die auf dem Wege von der Bildungsstätte bis zur Ausmündung verschiedene Entwicklungsstufen aufweisen; daneben finden wir Spermaballen vor. Die Eier (Fig. 11) sind 28 μ lang und 13 μ breit, von ovaler Gestalt, ihre Hüllen gelblich gefärbt und durchsichtig. An dem Kopfende haben sie einen Deckel und am entgegengesetzten Pole eigenthümliche Knötchen, die bei vielen Fasciolideneiern, auch bei Cestoden (*Bothriocephalus*) auftreten können und von Braun[1] als Reste von Filamenten gedeutet werden, worunter man spitze Fortsätze versteht, welche an den Eiern zahlreicher Trematoden, z. B. *Bilharziella* und *Schistosomum* vorhanden sind. Bemerkenswerth ist das gelegentliche Vorkommen von Eiern (Fig. 12), deren Schale mit einem 5—7 μ dicken

---

[1] Braun, Bronn's Klassen und Ordnungen etc.

Überzug versehen ist, welche aus radiär und dicht neben einander stehenden Stäbchen gebildet werden. Ob es sich um eine der Kapsel des Cystotänieneies entsprechende Bildung handelt oder um eine Verkalkung, kann ich nicht entscheiden. Gegen die zweite Möglichkeit würde die gute Erhaltung des Inhaltes sprechen. In den zur Ablage reifen Eiern ist ein vollkommen ausgebildetes Miracidium (Embryo) mit Flimmerkleid enthalten.

Nachdem wir die mikroskopische Untersuchung vollendet, wollen wir *Bathycotyle* seine Stellung im System der Fascioliden zuweisen und die Gründe aufzählen, welche, wie ich glaube, mich zur Aufstellung einer neuen Gattung berechtigen.

Man pflegt mit Rücksicht auf ihre Lebensweise die *Monogenea* als Ektoparasiten, den *Digenea* als Entoparasiten gegenüber zu stellen. Trifft dies auch in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle zu, so ist es doch kein durchgängiger Unterschied, denn es giebt eine Reihe von Trematoden, die eine ektoparasitische Lebensweise führen, aber zweifellos echte *Digenea* sind. Ich erinnere nur an das an den Kiemen des Thunfisches lebende *Monostomum bipartitum* Wedl[1], dann an die beiden Fascioliden *Syncoelium ragazzii* Setti und *Otiotrema torosum* Setti (von den Kiemen von Haifischen [*Lamna* sp.]). Auch *Bathycotyle* ist hierher zu rechnen.

Unter den neueren Versuchen, die Fascioliden in Gattungen aufzulösen, ist der von Looss der beachtenswertheste, weil er den Gesammtbau der Thiere berücksichtigt. Als oberstes Eintheilungsprincip hat Looss die gegenseitige Lagerung der Geschlechtsdrüsen gewählt und danach Gruppen unterschieden, bei denen der Keimstock vor den Hoden, hinter ihnen oder dazwischen gelegen ist. Danach würde *Bathycotyle* zur letzten Gruppe zu stellen sein. Von allen Vertretern dieser Gruppe unterscheidet es sich durch den Mangel eines Cirrus und eines Cirrusbeutels, und, mit Ausnahme von *Sphaerostomum*, durch die Lage des Genitalporus auf der Bauchseite des Vorderkörpers. An *Sphaerostomum* schließt es sich an durch seine unbestachelte Haut, den gedrungenen Körper, die enorme Entwicklung der Dotterstöcke, und in seiner Eigenschaft als Fischparasit, während es sich durch den Mangel von Begattungsorganen und eines Receptaculum seminis, die Gestalt der Dotterstöcke, den reich entwickelten Uterus und die geringere Größe der Eier von diesem unterscheidet. Ich glaube, die Berechtigung der neuen Gattung *Bathycotyle* hiermit

[1] Lebt allerdings in Cysten.

nachgewiesen zu haben, und lasse ihre Diagnose folgen: Mittelgroße Formen, mit kräftigem, durch den tief versenkten Bauchsaugnapf in einen sehr muskulösen Vorderkörper und einen schwächeren, sich verjüngenden Hinterleib geschiedenen Körper. Saugnäpfe kräftig, der Bauchsaugnapf mit mächtigen Lippen umgeben. Haut unbestachelt, mit rippenförmigen, polygonale Felder bildenden Erhöhungen versehen. Pharynx ziemlich kräftig, Ösophagus kurz, Darmschenkel bis ins Hinterende reichend. Große Exkretionsblase, Exkretionsporus terminal, Kanäle über dem Mundrand mit einander in Verbindung stehend. Genitalöffnung dicht hinter der Mundöffnung. Begattungsorgane fehlen. Hoden im Hinterleib hinter einander gelegen. Keimstock zwischen ihnen, zum Theil über dem vordern Hoden. Receptaculum seminis fehlt, LAURER'scher Kanal vorhanden. Dotterstöcke sehr reichlich entwickelt, tubulös, dem Hautmuskelschlauche anliegend. Der Uterus macht zahlreiche Windungen, läuft erst caudalwärts, dann dorsal bis zum Mundsaugnapf, biegt abermals nach hinten um, bevor er ausmündet. Eier äußerst zahlreich, mit stark abgesetztem Deckel, 0,028 mm lang und 0,013 mm breit. Leben äußerlich an den Kiemen von Makrelen.

Typus und einzige bekannte Art: *Bathycotyle branchialis* n. g. n. sp.

Die Gattung Hirudinella.

Ich vereinige in der Gattung *Hirudinella* eine Reihe von Fascioliden, die sich durch riesige Gestalt und mächtige Entwicklung der Muskulatur und des Nervensystems auszeichnen und in Seefischen parasitiren. Bisher pflegte man sie als die Gruppe des *Distomum clavatum*[1] nach dem am meisten und eingehendsten untersuchten Vertreter zu bezeichnen. Man hat in der Gattung bald eine Reihe von Arten unterschieden, bald hat man diese sämmtlich zu einer einzigen Art verschmolzen. POIRIER hat sich bereits in seiner oben erwähnten Arbeit veranlasst gesehen, gegen die letzte Bemühung Einspruch zu erheben, nur ist er insofern inkonsequent, dass er auf der einen Seite auf Grund subtiler Unterschiede neue Arten schafft, die zweifellos mit einander identisch sind, während er auf der anderen Seite in der systematischen Einleitung Formen mit einander identificirt, die als Vertreter verschiedener Arten gelten müssen.

Die unserer Gattung angehörigen Fascioliden haben, was bei

---

[1] J. POIRIER, Contributions à l'histoire des Trématodes.

ihrer Größe begreiflich ist, schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen. Wir finden im Jahre 1730 von GARSIN[1], korrespondirendem Mitglied der »Académie royale des sciences«, welcher als Arzt im Dienste der Holländischen Kompagnie für Ostindien stand, einen Bericht über einen im Magen eines *Scomber pelamys* gefundenen Fascioliden, der, nach der leidlichen Abbildung und den allerdings dürftigen Angaben zu urtheilen, die älteste Species unserer Gattung sein dürfte und neben *Fasciola hepatica* und *Haplometra cylindracea* (Zeder) zu den ältesten bekannten Trematoden gehört. GARSIN nennt ihn *Hirudinella marina* »petite Sangsue de Mer«. Eine zweite Species ist uns von PALLAS[2] im Jahre 1774 unter dem Namen *Fasciola ventricosa* beschrieben und abgebildet worden. Das Thier stammte aus Amboina (Molukken); das Wirthsthier ist nicht angegeben. Von *Hirudinella marina* unterscheidet es sich durch den caudalwärts anschwellenden, kolossal aufgetriebenen Hinterleib. PALLAS, der es einen Riesen seiner Gattung nennt[3], ist auch an eine Untersuchung des inneren Baues herangegangen — ein Versuch, der in Anbetracht der damaligen Unkenntnis des Bauplanes der Trematoden sehr kläglich ausgefallen ist.

Er hält z. B. den Exkretionsporus für den After, ihm entgeht das Vorhandensein von zwei Darmschenkeln und er lässt den Uterus durch zwei Öffnungen neben dem Bauchsaugnapf nach außen münden.

Immerhin hat er das Verdienst, eine gute Abbildung gegeben und die Trematodennatur des Parasiten erkannt zu haben, während GARSIN bei *Hirudinella marina* eine Zugehörigkeit zu den Hirudineen zu vermuthen scheint. Der Speciesname »*clavatum*« taucht zum ersten Male im Jahre 1790 auf. Damals beschrieb MENZIES[4] eine neue Species, die er, ohne die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den beiden vorerwähnten Formen zu kennen, *Fasciola clavata* nannte, ein Thier von langgestreckter Gestalt, mit kurzem Vorderkörper und langem cylindrischen Hinterleib, in eine kugelige Anschwellung auslaufend. Er hat es öfter im Magen von *Scomber pelamys* gefunden. Außer einer Abbildung giebt er eine kurze äußerliche Diagnose, der

---

[1] GARSIN, Histoire de l'Académie royale des sciences. 1730.

[2] P. E. PALLAS, Naturgeschichte merkwürdiger Thiere (*Spicilegia zoologica*). Fasc. X. Der bauchigte Egelwurm (*Fasciola ventricosa*). 1778.

[3] PALLAS, l. c. Ad aliud quam Fasciolarum genus referre non potui, in quo quasi gigas erit.

[4] ARCHIBALD MENZIES, Description of three new Animals found in the Pacific Ocean. Transactions of the Linnean Soc. I. p. 187. Pl. XVII, Fig. 2. 1791.

zufolge auch er noch, wie die meisten Forscher mit ihm, in dem Exkretionsporus den After sieht.

Weiter gehört hierher *Fasciola fusca*, von BOSC[1] an den Kiemen und im Darme von *Coryphaena hippurus* entdeckt.

In der Entozoorum historia naturalis[2] werden *Hirudinella marina* Garsin und *Fasciola clavata* Menzies zu einer einzigen Art *Distomum clavatum* vereinigt, obwohl sie äußerlich nicht übereinstimmen und über ihren innern Bau keine Untersuchung vorliegt, dagegen wird *Fasciola fusca* Bosc zu den zweifelhaften Arten gezählt.

Wie bedenklich es ist, lediglich auf Grund äußerer Ähnlichkeit, ohne Kenntnis des inneren Baues eine Verwandtschaft konstatiren zu wollen, sollte sich später an dem *Distoma gigas* Nardo zeigen. Diese riesige (5 Zoll lange) Fasciolidenart wird im Jahre 1827 von NARDO[3] kurz beschrieben, einige Jahre nachher (1833) genauer diagnosticirt, eine Abbildung wird nicht gegeben. *Distoma gigas* ist insofern interessant, als es Veranlassung zu einer Erörterung der Frage gab, ob der Exkretionsporus ein After sei oder nicht. KARL ERNST V. BAER[4] brach damals eine Lanze für das Vorhandensein eines Afters bei den Fascioliden, wiewohl bereits von MEHLIS[5] bei einigen Fascioliden der Zusammenhang des Exkretionsporus mit dem Exkretionssystem beobachtet worden war.

Ungefähr um dieselbe Zeit wurde von DE BLAINVILLE[6] die Gattung *Hirudinella* aufgestellt mit den beiden Arten *Fasciola clavata* (von ihm untersucht) und *Fasciola ventricosa*. Die Diagnose lautete: Espèces dont le corps arrondi, est renflé en massue à sa partie postérieure. Im Jahre 1835 beschäftigte sich RICHARD OWEN[7] mit einer kurz als *D. clavatum* bezeichneten Species unserer Gattung. Ihre Gestalt ist viel gedrungener, die caudale Anschwellung nicht auf eine kurze Endstrecke beschränkt, wie es bei *Fasciola clavata* Menzies der

---

[1] L. A. G. BOSC, Histoire naturelle des vers. Paris, ann. X. 1802.

[2] RUDOLPHI, Entozoorum historia naturalis. II. 1809.

[3] NARDO, Über den After der Distomen. HEUSINGER's Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. I. Eisenach 1827. — Ders., »Isis« (OKEN). Jena 1833.

[4] K. E. V. BAER, Noch ein Wort über den After der Distomen. HEUSINGER's Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. II. Eisenach 1828.

[5] E. MEHLIS, Observationes anatomicae de Distomate hepatico et lanceolato. Gottingae 1825.

[6] DE BLAINVILLE, Vers. Dictionnaire des sciences naturelles. L. VII. p. 586. 1828.

[7] RICHARD OWEN, On the anatomy of *Distomum clavatum* Rud. Trans. Zool. Soc. of London. I. 1835.

Fall war, und wenig vom übrigen Körper abgesetzt, fast $^2/_5$ der Körperlänge einnehmend. Wie wenig Gewicht OWEN auf die äußere Körperform legt, geht am besten daraus hervor, dass er seine Species sogar mit *Fasciola ventricosa* Pallas identificirt.

Er weist nach, dass der Exkretionsporus in keiner Beziehung zum Darm steht; er beobachtet ferner die Exkretionsblase[1], dessgleichen die Ring- und Längsmuskeln und die dicke zellige Schicht, die ihnen innen anliegt. Das Nervensystem vermisst er naturgemäß. Die beiden Darmschenkel und ihre caudalen Anschwellungen hat er gesehen; bemerkenswerth ist seine Ansicht, dass die Darmschenkel von dem eigentlichen Darm verschieden seien, den er auf die vorderen Partien beschränkt und als Zuleitungsröhre fungiren lässt. Auch der Geschlechtsporus ist ihm nicht entgangen, eben so wenig der Endtheil des weiblichen Apparates, von ihm als Oviduct bezeichnet, und die Vesicula seminalis, die er für den Hoden hält.

DUJARDIN[2] versteigt sich zu der merkwürdigen Behauptung, dass *D. clavatum*, worin er die Mehrzahl der bekannten Species zusammenfasst: »n'est certainement pas un Distome ni même un Trématode. Si sa forme extérieure et ses deux oscules lui donnent quelque ressemblance avec les distomes, sa structure musculeuse le rapproche davantage des Gordius, et son tégument ressemble à celui des Siponcles.«

DIESING[3] begnügt sich damit, die vor ihm geschaffenen Arten zu erwähnen.

Eine Anerkennung der Gattung *Hirudinella* de Blainville erfolgt zum ersten Male von BAIRD[4].

COBBOLD[5] nimmt eine Vereinigung sämmtlicher bisher besprochener Fascioliden, einschließlich des *Distoma gigas* Nardo, mit *Distoma clavatum* vor. Handelte es sich bisher meistens um kürzere Diagnosen, so gebührt JOURDAN[6] das Verdienst, eine eingehendere

---

[1] POIRIER's Behauptung, OWEN habe die Exkretionsblase für einen Theil des Verdauungsapparates gehalten, stimmt nicht ganz, denn OWEN sagt ausdrücklich: The office of this posterior sac being most probably excretory etc.

[2] F. DUJARDIN, Histoire naturelle des helminthes. Paris 1845. p. 459.

[3] C. M. DIESING, Systema helminthum. Vindobonae 1850.

[4] BAIRD, Catalogue of the species of *Entozoa* or intestinal Worms contained in the collection of the British Museum. London 1853.

[5] T. SP. COBBOLD, Remarks on *Distoma clavatum* from a Sword-Fish. Journ. of the Linnean Soc. Zool. IX. p. 200. 1868. — Ders., Parasites, a treatise on the *Entozoa* of man and animals etc. London 1879.

[6] E. JOURDAN, Note sur l'anatomie du *Distomum clavatum* Rud. Revue des sciences naturelles. 2. Sér. Tome IX. Montpellier 1880—1881.

Darstellung des *D. clavatum* (im engeren Sinne), zu der er Material aus dem Atlantischen Ocean, theils entoparasitisch in Scombriden lebend, theils freischwimmend (Sargassummeer) verwandte, gegeben zu haben.

Seine Untersuchungen sind nicht von Irrthümern frei. Aus diesem Grunde, auch um die Berechtigung der Annahme mehrerer Species nachzuweisen, nahm POIRIER[1] eine ausführliche Bearbeitung von *D. clavatum* und seiner Verwandten in Angriff. Nach ihm hat MONIEZ[2] als neue Species *D. ingens* beschrieben, ein Thier von ampullen- oder birnförmiger Gestalt und 6 cm Länge. Seine anatomischen Befunde weichen in manchen Punkten von POIRIER's Darstellung ab. Erst im Jahre 1889 bekommen wir eine Abbildung von *Distoma gigas* Nardo durch MONTICELLI[3], aus der die Nichtidentität mit *D. clavatum* klar und deutlich hervorgeht. Nach BLANCHARD[4] sind die meisten Arten unserer Gattung mit *Fasciola ventricosa* identisch. Merkwürdigerweise nimmt er die von POIRIER aufgestellten Arten davon aus, obwohl er mindestens *D. personatum* und *D. Pallasii* mit *Fasciola ventricosa* vereinigen müsste.

Distoma gigas wird von ihm abgebildet und als eine mit *Distomum ventricosum* eng verwandte Art bezeichnet.

MONIEZ[5] hat sich ebenfalls in einer mir leider nicht zugänglichen Zeitschrift über die Identitätsfrage geäußert. So war die Geschichte unserer Gattung, als SETTI[6] an die Untersuchung des inneren Baues von *Distoma gigas* ging und dadurch der Annahme einer nahen Verwandtschaft mit *Distomum clavatum* ein jähes Ende bereitete. Er kommt zu dem Ergebnis, dass es vielmehr mit *Distomum veliporum*

---

[1] J. POIRIER, Contributions à l'histoire des Trématodes. Archives de zool. expérim. et générale. II. série. Tome III. Paris 1885.

[2] R. MONIEZ, Description du *Distoma ingens* nov. sp. et remarques sur quelques points de l'anatomie et de l'histologie comparées des Trématodes. Bull. de la Soc. Zool. de France. IX. p. 531—543. 1886.

[3] F. S. MONTICELLI, Notes on some *Entozoa* of the collections of the British Museum. Proc. of the zoolog. soc. of London. N. XXII. 1889. Taf. XXXIII. 1889.

[4] R. BLANCHARD, Identité du *Distoma clavatum* et du *Distoma ingens* Monier. Comptes rendus des séances de la Soc. de biologie. (9) III. 1891. — Ders., Notices helminthologiques. II. série. Mémoires de la Soc. zool. de France. Tome IV. Paris 1891.

[5] R. MONIEZ, Notes sur les helminthes. Revue biol. du Nord de France. 4. ann. 1893.

[6] E. SETTI, Osservazioni sul »*Distomum gigas* Nardo«. Bollettino dei Musei di Zoologia e Anatomia comparata della R. Università di Genova. No. 26. 1894.

in enger Beziehung steht. Ich kann mich nach Vergleichung seiner Abbildungen mit eigenen Präparaten von *D. veliporum* seiner Ansicht nur anschließen. Wegen der Lage des Ovariums vor den Hoden gehört es zu der ersten Gruppe im Looss'schen System[1], wo es vielleicht nebst *Distomum veliporum* und *Distomum megastomum* in die Nähe der Gattung *Azygia* zu stellen wäre. Die letzte Mittheilung über *D. clavatum* verdanken wir Linton[2]. Die von diesem Forscher untersuchten Thiere stammten aus *Xiphias gladius*. Er giebt einige Abbildungen, an denen nicht viel zu erkennen ist, und eine Diagnose, in der er unter Anderem mittheilt, dass die Exkretionskanäle »continue as only two principal vessels in sections about the anterior limit of the ventral sucker«. Kürzlich ist noch eine vorläufige Mittheilung über zwei große Distomen, die zu unserer Gattung zu zählen sind, von H. v. Buttel-Reepen[3] veröffentlicht worden. Das eine von ihnen zeigt in Bezug auf den äußeren Habitus und die Eigröße eine auffällige Übereinstimmung mit *D. ingens* Moniez.

Überschauen wir diese lange Reihe von die Gattung *Hirudinella* betreffenden Publikationen, so fällt uns auf, wie wenig eingehendere Untersuchungen der großen Fascioliden vorgenommen worden sind. Man kann wohl sagen, dass die »Contributions« von Poirier die einzige Ausnahme bilden. Alle unsere nähere Kenntnis vom Bau der großen Fascioliden stützt sich auf Poirier's Arbeit.

Da Poirier's Darstellungen manche auffallende Thatsachen berichten — nicht nur bezüglich der Clavatumgruppe unterscheiden sich seine Angaben ausgesprochen von denen anderer Forscher[4] — so dürfte eine Nachuntersuchung durchaus geboten erscheinen. Ich bin in der Lage, über eine solche berichten zu können, die mancherlei Interessantes zu Tage gefördert hat, sich allerdings nur auf *Hirudinella clavata* beschränkt.

Die von mir untersuchten Thiere stammten aus dem Darm des Diamantfisches und wurden von Herrn Prof. Dr. Schauinsland, Direktor des Naturhistorischen Museums zu Bremen, auf einer Reise

---

[1] Looss, Weitere Beiträge etc.

[2] Edwin Linton, Notes on Trematode Parasites of Fishes. Proceed. U. St. Nat. Mus. Vol. XX. 1898.

[3] H. v. Buttel-Reepen, Zwei große Distomen. (Vorl. Mittheilung.) Zool. Anz. Bd. XXIII. p. 585. 1900.

[4] Braun, Bronn's Klassen und Ordnungen etc. Braun weist darauf hin, dass Poirier's andere Trematoden (*Fasciola hepatica*) streifende Angaben der Nachuntersuchung bedürfen, da sie den Angaben anderer Forscher (Leuckart) widersprechen.

nach dem Stillen Ocean gesammelt. Sie wurden lebend theils in Formol, theils in Pikrinschwefelsäure konservirt. Die Formolexemplare zeichneten sich durch ihre vorzügliche Erhaltung aus, nur haftete ihnen der Übelstand einer so außerordentlichen Härte an, dass die kleineren Mikrotome den Dienst versagten, während ich mit einem größeren ganz gute Schnittserien erzielte. Zugleich bediente ich mich der Zupfpräparate, da sie vielfach schnelleren und genaueren Aufschluss geben als Schnittserien. Bei ihrer Herstellung wandte ich mit Erfolg Kalilauge an, um eine energischere Lockerung der Elemente zu erreichen. Was die Färbung anlangt, so benutzte ich Einfach- und Doppelfärbung. Ich benutzte Boraxkarmin (Grenacher), Hämatoxylin nach Delafield, Hämateïn (Apáthy), Pikrinsäure und Orceïn, sowie Anilinfarben (Fuchsin, Methylgrün, Eosin, Safranin, Bismarckbraun), von Doppelfärbungen besonders Hämatoxylin-Orange-G und Hämatoxylin-Eosin etc. Hämatoxylin und Hämatoxylin-Orange-G haben sich durch gute Differenzirung am meisten bewährt. Für Totalfärbung größerer Objekte ließ sich Boraxkarmin mit Erfolg verwenden. Die gefärbten Präparate wurden in Kanadabalsam, Ricinusöl und Glycerin eingebettet, wovon die Glycerinpräparate den Vorzug verdienten.

Ich verwendete bei meinen Untersuchungen 6 Exemplare von verschiedener Größe; das kleinste war ca. 18 mm lang, 2 mm breit und 1,5 mm dick; seine keulige Anschwellung besaß eine Breite von 4,52 mm und eine Länge von 3,87 mm; das größte maß etwa 32 mm, war 3—4 mm breit bei 2,5—3 mm Körperdicke, und sein Keulendurchmesser belief sich auf 8 mm. Der Körper ist also etwas dorsoventral abgeplattet, bei den jüngeren stärker als bei den größeren, — eine Erscheinung, die sich aus der verschieden starken Füllung der Geschlechtswege der Thiere erklärt, die übrigens sämmtlich geschlechtsreif waren.

Hirudinella clavata wird durch den großen Bauchsaugnapf in zwei ungleiche Abschnitte getheilt, den Vorderkörper (cou nach Poirier) und den sehr viel größeren Hinterleib (Fig. 16 *a* und *b*). Nach der Beobachtung v. Buttel's[1] geschieht bei *Distomum Siemersii* die Fortbewegung »durch Anheften des Bauchsaugnapfes und nachfolgender Kontraktion des Rumpfes, hierauf erfolgte möglichste Streckung des Vorderkörpers und erneute Anheftung des Bauchsaugnapfes sowie Nachziehen des Körpers durch Kontraktion«. »Es scheint

---

[1] v. Buttel, l. c. p. 596.

demnach,« fügt der Autor hinzu, »als wenn der Mundsaugnapf nur zur Nahrungsaufnahme und nicht auch zur Fortbewegung dient.« Ich kann mich mit dieser Annahme nicht befreunden, denn es liegt auf der Hand, dass das Thier bei einer solchen Art der Fortbewegung leicht losgerissen und aus dem Körper des Wirthes entführt werden könnte, außerdem haben wir — ganz abgesehen von den kleineren Trematoden, wo man beide Saugnäpfe jederzeit im Dienst der Fortbewegung sehen kann — für die größeren Fascioliden der Gattung *Hirudinella* mehrere Berichte, die die Mitwirkung des Mundsaugnapfes bezeugen. So lesen wir bei GARSIN: »Par l'autre mouvement qui est proprement le progressif, l'Insecte ayant arrêté sa bulle à un endroit, arrêté sa bouche à un autre le plus éloigné qu'il peut, et ensuite accourcissant sa partie antérieure, et desenflant sa bulle qui lâche ce qu'elle avoit saisi, il avance vers le lieu où est sa bouche, en trainant seulement sa partie postérieure, qui ne paroît point contribuer par elle-même à la progression.« Und bei MENZIES[1] heißt es: »In moving, it fastens itself alternately by the ventral aperture and its mouth, raising its slender neck between them into an arched form like a leech, and in this manner drags its body along with a slow motion.« Wir können bei *Hirudinella clavata* je nach der Konservirung eine verschiedene Färbung auftreten sehen, so sind die Formolpräparate hellgrau, die anderen braun; über die Farbe der lebenden Thiere liegen keine Mittheilungen vor.

Äußeres Aussehen.

Ihr äußeres Aussehen hat POIRIER richtig beschrieben. Ich kann mich darauf beschränken, die mir aufgefallenen Abweichungen hervorzuheben. Bei allen Thieren war in der Halsgegend, wo POIRIER nur schwache »traces de stries transverses« sieht, eine starke Runzelung wahrzunehmen; bei jüngeren Exemplaren ist hier durch Zusammenkrümmung eine löffelartige Vertiefung entstanden. Der Rand des Bauchsaugnapfes ist in Falten gelegt, auch der Rand des Mundsaugnapfes zeigt Spuren davon (Fig. 17 *of*). Ich betone dies, da v. BUTTEL diese Erscheinung für ein Charakteristikum der von ihm beschriebenen Arten anzusehen geneigt ist. Beim Bauchsaugnapf von *Distoma gigas* oder *D. veliporum* haben wir ähnliche Bildungen. Der Mundsaugnapf ist von ringförmigen Falten umgeben, die ich eben so wenig wie die ringförmigen Erhöhungen (côtes circulaires) der Körperoberfläche für beständige Bildungen halte.

[1] MENZIES, l. c.

Anatomie.

In der äußeren Körperbegrenzung können wir von außen nach innen vier Schichten unterscheiden. Die äußere Oberfläche besteht aus der bei allen Trematoden anzutreffenden Cuticula (*cu*); dieser liegt nach innen an eine faserige Schicht (*el*) (Ectoparenchym nach Brandes), dann folgt der Hautmuskelschlauch (*m*), und schließlich die aus Zellen (*epz*) bestehende periphere Lage des Körperparenchyms. Das Körperinnere, die Zwischenräume zwischen den Organen und dem Nervensystem werden von dem Entoparenchym und dessen Muskulatur ausgefüllt.

Die Besprechung der Körperbedeckung und der Muskulatur nimmt naturgemäß in den »Contributions« einen breiten Raum ein. Die Mächtigkeit der Schichten, die Größe der sie bildenden Elemente machen ihr Studium sehr lohnend.

Die Oberfläche des uns vorliegenden Fascioliden wird von einer strukturlosen, sich stark färbenden Hautschicht überzogen; eben so beobachtet man diesen Überzug in den Wandungen der Körperöffnungen, der Saugnäpfe und der vorderen Partien des Verdauungstraktes. Die Dicke dieser Schicht ist weder im Vorderkörper noch im Hinterleib gleichmäßig, auch ist sie von der Körpergröße abhängig. Für ein Thier von 32 mm Körperlänge ergaben die Messungen in der Halsgegend durchschnittlich 16 μ, im Hinterleib 18 μ und in der Endkeule 20—36 μ; an vielen Stellen sind von mir recht hohe Werthe (52 μ) beobachtet worden, die ich aber glaube auf Kontraktionszustände zurückführen zu dürfen. Bei einem kleineren Thiere von 18 mm Länge fand ich als niedrigsten Werth 10 μ; die durchschnittliche Dicke betrug 16—18 μ. Diese Thatsache macht es begreiflich, dass Exemplare von *Hirudinella clavata* im offnen Meere lebend angetroffen werden konnten[1], wiewohl es sich in diesem Falle nur um ein zufälliges Verlassen des Wirthsthieres, nicht um ein normales Vorkommen gehandelt haben dürfte. Gegenüber diesen Feststellungen muss der niedrige Werth von 3 μ auffallen, den Poirier gefunden hat. Man versteht nicht, wie er die Cuticula bei einer so geringen Dicke eine »membrane très épaisse« nennen kann, da doch viel kleinere Trematoden eine weit beträchtlichere Dickenentwicklung der Hautschicht zeigen, so dass unsere Art in dieser Beziehung bisher eher eine Ausnahmestellung einnahm. Die von mir angegebenen

[1] Jourdan, l. c.

Dickenwerthe stimmen ziemlich überein mit denjenigen des etwa gleich großen *D. Siemersii* Buttel.

Von den ringförmigen Erhöhungen[1] abgesehen, ist die Cuticula äußerlich leicht gerunzelt. Nach meiner Auffassung ist diese Querfaltung der äußere Ausdruck einer in der Längsrichtung erfolgten Zusammenziehung des Hautmuskelschlauches. Es wird meine Aufgabe sein, die Gründe, die mich zu dieser Auffassung geführt haben, ausführlicher darzustellen. Ich könnte darauf hinweisen, dass dieselbe Species mitunter mit gefalteter Cuticula abgebildet wird, in anderen Fällen vollkommen glatt, z. B. gilt dies von *D. gigas* Nardo. Da es aber Autoren[2] giebt, die das Vorhandensein oder Fehlen dieser Runzelung für einen Artunterschied ansehen, fühle ich mich veranlasst, die Richtigkeit meiner Auffassung auf Grund histologischer Untersuchung zu beweisen.

Poirier theilt uns mit, dass die Cuticula im Hinterkörper ungefähr gleichmäßig dick, im Vorderleib dagegen sehr veränderlich sei, und zwar »par suite d'un grand nombre de saillies coniques que forme la cuticule dans la couche sous-jacente«. Diese konischen Fortsätze sollen den dorsoventralen, vielleicht auch den Ringfasern, zur Insertion dienen. Im Hinterleib giebt es keine dorsoventralen Fasern, also ist es zu verstehen, wenn auch die »saillies coniques« verschwinden; denn sie haben ihren Zweck, ihre »raison d'être« verloren.

Bereits Looss[3] hat in Bezug auf die Konstanz dieser Bildungen Bedenken geäußert. Er ist auf Grund seiner reichen Erfahrung an kleineren Trematodenarten zu der Überzeugung gekommen, dass diese »saillies« zum größten Theile auf Kontraktionserscheinungen zurückzuführen sind. Meine Untersuchungen setzen mich in den Stand, die Annahme dieses hervorragenden Helminthologen zu bestätigen. Ich gehe vom Hinterleib aus, wo die Verhältnisse einfacher liegen. Auf guten Querschnitten zeigt die Cuticula innen nur unbedeutende Spitzen und Vorsprünge. Anders verhalten sich die Längsschnitte. Außer den bereits erwähnten ringförmigen Erhöhungen und den äußerlichen Runzeln (Fig. 26 *ru*) der Cuticula gewahren wir auf der Innenseite spitze Zapfen (*za*), welche große Ähnlichkeit mit den von Poirier auf Pl. XXVIII, Fig. 2 dargestellten »saillies coniques«

[1] Fig. 26, Taf. XXXV zeigt eine solche im Längsschnitt.

[2] Poirier unterscheidet dadurch die sonst fast vollkommen übereinstimmenden Fascioliden *Distomum personatum* und *Distomum Pallasii*.

[3] Looss, Die Distomen etc. p. 113.

besitzen. Sie sind am größten in den peripheren Theilen der ringförmigen Erhöhungen, nehmen dann nach innen zu ab und verschwinden meistens in den zwischen zwei Erhöhungen gelegenen Furchen. Damit geht eine Abnahme des Dickendurchmessers Hand in Hand. Zugleich beobachten wir, dass die Zapfen um so länger werden, je seitlicher die Schnitte liegen (Fig. 34, Taf. XXXV). Auf Tangentialschnitten und auf Flächenansichten stellen sie sich als Querschnitte resp. Anschnitte von in das Innere des Körpers vordringenden Ringleisten heraus. Es unterliegt mir keinem Zweifel, dass diese Ringleisten unbeständig sind.

Wir wissen, dass die Cuticula elastischer Natur ist und den Bewegungen des Körpers stets zu folgen vermag. Bei Streckungen wird eine Abnahme ihres Dickendurchmessers, bei Kontraktion eine Zunahme desselben beobachtet. Wenn aber die Zusammenziehung ein bestimmtes Maß überschreitet, so treten Falten und Runzeln auf[1]. Da die periphere Partie erfahrungsgemäß härter ist als die Innenseite, so wird hier die Wirkung der Kontraktion stärker zum Ausdruck kommen. Die Falten werden in den ringförmigen Erhöhungen, wo eher eine Kompression der Innenseite statt hat, am bedeutendsten werden, daher auch die Cuticula hier am dicksten ist (Fig. 26). In den Furchen erfolgt eine Dehnung; aus diesem Grunde fehlen die Ringleisten und hat die Cuticula ihren geringsten Dickenwerth. Die der Haut anliegende Faserschicht wird mit in die ringförmigen Erhöhungen hineingepresst; in Folge dessen nehmen die in ihr verlaufenden schwachen Muskelzüge einen gewundenen, der Außenseite parallelen Verlauf (Fig. 26 *lmp*). Niemand wird in diesem Verhalten etwas Beständiges erblicken wollen. Im Vorderkörper treten außer den Querfalten auf der Ventralseite Ringfalten auf, welche die Öffnung des Bauchsaugnapfes koncentrisch umgeben. Längschnitte zeigen die aus dem Hinterleib bekannten Verhältnisse, Querschnitte weisen trotz des Vorhandenseins von Dorsoventralfasern auf der Dorsalseite keine merklichen Vorsprünge auf (Fig. 19, Taf. XXXIV), dagegen haben wir auf der Ventralseite, wo die Falten geschnitten werden, die bekannten Zapfen. Der POIRIER'schen Figur liegt, wie ich glaube, ein etwas schief geführter Querschnitt zu Grunde, wie er bei der Krümmung des Thieres gelegentlich vorkommen kann. Es ist leicht einzusehen, dass dann die Falten angeschnitten werden und »saillies coniques« auftreten müssen.

[1] Looss, Die Distomen. p. 112.

Wenn nun auch die »saillies« unbeständiger Natur sind, so scheint mir die Insertion von Muskelfasern an der Cuticula festzustehen. LOOSS[1] möchte der Haut jegliche mechanische Funktion absprechen, »die sie haben müsste, wenn Muskelfasern an ihr ihre Insertion fänden«, denn es ist ihm nie gelungen, eine solche nachzuweisen. Nun ist sie von WALTER[2] bei *Monostomum proteus*, von ZERNECKE bei Cestoden beobachtet worden. Allerdings zieht BETTENDORF[3] die Richtigkeit ihrer Angaben in Zweifel. Er identificirt die Stäbchenschicht der Cuticula, an welcher nach ZERNECKE die Insertion stattfinden sollte, mit der Basalmembran (Außenparenchymschicht BLOCHMANN's).

Was WALTER als Übergang der Dorsoventralmuskeln in die Cuticula angesehen hat, sind, so meint unser Autor, wie BLOCHMANN bei Cestoden bewiesen hat, die Fortsätze der in der Tiefe liegenden Epithelzellen, welche die Basalmembran durchsetzen und in die Substanz der Cuticula, welche ja ein Produkt dieser Epithelzellen ist, übergehen. Wir werden später noch auf diese Verhältnisse einzugehen haben. Ich selbst habe auf Schnitten, die den Rand des Bauchsaugnapfes trafen, ganz ähnliche Bilder bekommen wie POIRIER (l. c., Pl. XXVII, Fig. 1). Zudem muss auch LOOSS zugeben, dass man bei den kleineren Trematoden »von den Papillen (saillies) aus Fasern in das Innere des Körpers herein sich begeben sieht«.

Eine weitere Eigenthümlichkeit der Cuticula sind die schon von POIRIER erwähnten »Kanäle«, die senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet sind, sie aber niemals durchbohren. Während sie in Folge ihres geringen Lumens auf Quer- oder Längsschnitten nur schlecht zu Gesicht kommen, lassen sie sich ganz gut auf Tangentialschnitten studiren, wo man ihren Verlauf deutlich verfolgen kann (Fig. 34 *sb*, Taf. XXXV). Ihre Länge, je nach der Dicke der Haut verschieden, kann bis zu 16 μ, ihr Durchmesser 3 μ betragen. Sie sind an der Basis am breitesten und schwellen am peripheren Ende bisweilen kolbig an. Der Inhalt dieser Kanäle ist protoplasmatisch, meist wenig tingirbar, jedenfalls nicht identisch mit der darunter liegenden Schicht. Auf Tangentialschnitten machten sie mitunter, indem sie eine dunklere centrale Differenzirung erkennen ließen, den Eindruck von Kernen.

Wahrscheinlich hat JOURDAN ähnliche Bilder gesehen, da er

---

[1] LOOSS, l. c.

[2] E. WALTER, Untersuchungen über den Bau der Trematoden. In: Diese Zeitschr. Bd. LVI.

[3] H. BETTENDORF, SPENGEL, Zool. Jahrbücher. X.

mittheilt, dass der Cuticula eine dünne Schicht von einander isolirter Zellen direkt anliege, die nur auf Tangentialschnitten sichtbar sei. Mit Porenkanälen, für deren Analoga POIRIER sie hält, haben die Kanäle nichts zu thun, schon seine eigenen Beobachtungen hätten ihn von dieser Ansicht abbringen müssen. Er hat gesehen, dass beim Zerreißen der Cuticula die Kanäle nicht mit abreißen, sondern papillenartig aus der Körperoberfläche hervorragen, woraus er den Schluss zieht, dass »ces canaux ont une membrane très délicate et plus résistante que la cuticule elle-même«. Ich bin nicht in der Lage über ähnliche Erfahrungen berichten zu können. Bei meinen Exemplaren setzen Haut und Körper ihrer Trennung großen Widerstand entgegen; ich konnte öfter beobachten, dass die unter der Cuticula gelegene Schicht eher zerriss, als dass sie ihren Zusammenhang mit ihr aufgegeben hätte. MONIEZ[1] verwirft ebenfalls die Auffassung als Porenkanäle. Auf Beobachtungen an Cestoden gestützt sieht er in ihnen blind endigende Theile des Exkretionsapparates, denn er sagt: »Il est bien clair, que les liquides doivent passer là plus facilement.« Von PINTNER[2], einem bedeutenden Forscher auf diesem Gebiete, wird übrigens das Vorhandensein von in der Cuticula blind endigenden Exkretionsgefäßen bei Cestoden bestritten. Bei unseren Fascioliden bestehen solche Beziehungen zum Exkretionssystem nicht. Mit Bezugnahme auf POIRIER's Schilderung hat BRAUN[3] die Kanäle dem Papillarkörper der menschlichen Cutis verglichen, und ich kann nicht umhin, diese Vergleichung, falls BRAUN auch eine entsprechende physiologische Leistung angenommen hat, für sehr glücklich anzusehen. Es liegt nahe, in ihnen Nervenendigungen zu vermuthen, da solche von BLOCHMANN[4] und seinen Schülern bei Trematoden und Cestoden nachgewiesen worden sind. Die gelegentlich wahrgenommene Differenzirung könnte als Ausläufer einer Sinneszelle gedeutet werden.

Unsere Annahme gewinnt noch durch den Umstand an Wahrscheinlichkeit, dass es BLOCHMANN geglückt ist nachzuweisen, dass

---

[1] MONIEZ, (l. c.) p. 541.

[2] TH. PINTNER, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers etc. Arb. Zool. Institut Wien. V. 3. 1881. p. 41.

[3] BRAUN, l. c.

[4] F. BLOCHMANN, Über freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. Biol. Centralbl. XV. 1. 1895. — F. BLOCHMANN u. H. BETTENDORF, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Ebenda. XV. 6. 1895. — E. ZERNECKE, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Inaug.-Dissert. Rostock 1895.

die von BRAUN in der Cuticula des *Monostomum mutabile* gefundenen Kerne Endigungen von Sinneszellen sind. Wie er mittheilt, färben sich diese Bildungen weder mit Hämatoxylin noch mit anderen guten Kernfarbstoffen — also dasselbe Verhalten, welches unsere »Kanäle« charakterisirt. Dass es mir nicht gelungen ist, nervöse Elemente nachzuweisen, spricht nicht gegen ihr Vorhandensein, denn die genannten Autoren haben ihre Entdeckungen der Methylenblaufärbung oder der GOLGI'schen Chromsilbermethode zu verdanken — Methoden, die sich eben bei konservirtem Material nicht anwenden lassen. Aus Zweckmäßigkeitsgründen will ich auf die Frage nach der Herkunft der Cuticula erst eingehen, nachdem ich die übrigen Theile der Körperbegrenzung besprochen habe. Ich gehe daher gleich über zu der zweiten Schicht, der »couche subcuticulaire« POIRIER's. BRAUN hat sie mit der intermuskulären Außenschicht der *Monogenea* verglichen. Sie entspricht der Basalmembran der Turbellarien, welche LANG folgendermaßen definirt:

»Histologisch ist sie ein Bindegewebe, das morphologisch wohl kaum zum Epithel gehört.« BRANDES[1] und BLOCHMANN[2] halten sie für einen Theil des Parenchyms. Bei unseren großen Fascioliden zeigt dieses »Ektoparenchym« eine ganz gewaltige Entwicklung. Der Durchmesser dieser Lage beträgt bei meinen Exemplaren 50—200 μ und kann sich nach POIRIER sogar bis auf 350 μ belaufen. Bei näherer Untersuchung stellt sich heraus, dass diese Schicht aus elastischen Fasern gebildet wird, deren Durchmesser von außen nach innen sich verringert. Die peripheren Fasern sind ohne Zwischenlagerung einer feinen granulösen Schicht mit der Cuticula verbunden. Im Vorderkörper ist die Richtung der Fasern nicht festzustellen, sie scheinen dort ein förmliches Netzwerk zu bilden. Im Hinterleib, wo ihre Anordnung deutlicher zu Tage tritt, sind sie vorwiegend von cirkulärem (Taf. XXXV, Fig. 26 *el*), wohl auch von diagonalem Verlauf. Ausgesprochen longitudinale Fasern sind nirgends festzustellen, vielleicht hat POIRIER Diagonalfasern dafür angesehen. Die peripheren Fasern haben im Durchschnitt einen Durchmesser von 3 μ und überschreiten eine Länge von 0,5 mm. Ihre genaue Länge festzustellen gelang mir nicht. Vielfach scheinen sie bandartig, fast 6 μ breit. Doch nicht nur elastische Fasern treffen wir in der Subcuticularschicht an, auch Muskelfasern durchsetzen sie und Kerne können

[1] BRANDES, Zum feineren Bau der Trematoden.

[2] BLOCHMANN, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. 1896.

in ihr beobachtet werden. Was die Muskelfasern anlangt, so sind im Vorderkörper vereinzelte Ringfasern, Vorläufer oder Theile der äußeren Ringfaserschicht zu sehen (Taf. XXXV, Fig. 28 *rm*). Im Hinterleib besitzt diese äußere Parenchymmuskulatur eine außerordentlich regelmäßige Anordnung. Ungefähr in der Mitte der Schicht sehen wir Ringmuskelbänder (Fig. 26 *rmp*), aus drei bis sechs neben einander liegenden Fasern bestehend, in Abständen von 30—40 μ von einander verlaufen; ihnen liegen innen Längsmuskelbänder von ähnlicher Stärke und Vertheilung an (*lmp*). Die Kerne, die wir bemerken, sind verschiedenartig gestaltet: rund, spindelförmig, gestreckt; sie können einen Durchmesser von 6—8 μ und über 30 μ Länge besitzen und liegen im Allgemeinen parallel zu den Cirkulärfasern der elastischen Schicht, und zwar zwischen den erwähnten Muskelbändern und dem eigentlichen Hautmuskelschlauche. Ich bin geneigt, sie für die Bildungszellen der elastischen Fasern zu halten. Die Fasern nahmen nur Orange-G-Hämatoxylin stärker an, dagegen versagten Boraxkarmin, Hämatoxylin und die Anilinfarben. Eben so blieben Färbungsversuche, die ich mit Orceïn anstellte, mit dem man bekanntlich bei den elastischen Fasern der Vertebraten gute Resultate erzielt, ergebnislos. Die Schicht geht, während ihre Elemente sehr zart werden, in das Entoparenchym über, das sich aus dem Innern zwischen den Muskelbündeln hindurch nach außen erstreckt. Hier finden wir die feinsten Verästelungen des Exkretionssystems.

Ich wende mich nunmehr der Muskulatur zu, die bei *Hirudinella clavata* bemerkenswerth entwickelt ist. Man hat zwei Gruppen zu unterscheiden, den Hautmuskelschlauch und die das Innere des Körpers durchsetzende Parenchymmuskulatur. Die von Poirier gegebene Beschreibung der Anordnung der Muskelbündel ist zutreffend. Wir sehen im Vorderkörper (Fig. 28) zu äußerst Ringfasern (*rm*), dann äußere Längsbündel (*alm*), hierauf Diagonalfasern (*dm*), und zuletzt die mächtigste innere Längsschicht (*ilm*), von deren gewaltiger Entwicklung Fig. 19 und 28 eine Vorstellung geben.

Die Fasern sind, mit Ausnahme der Ringfasern, zu Bündeln vereinigt. Zum Vergleiche mögen folgende Dickenwerthe der Muskelschichten angeführt werden, die ich bei einem jüngeren Thiere fand:

	ventral	dorsal
Ringfasern	40 μ	24 μ
Äußere Längsfasern	14 μ	24 μ
Diagonalfasern	32 μ	56 μ
Innere Längsfasern	42 μ	120 μ

Die Dorsalseite ist, wie aus diesen Werthen hervorgeht, vor der Ventralseite bevorzugt. Bei älteren Thieren kann die innere Längsmuskellage des Halses dorsal eine Dicke von 160 μ überschreiten. In der Bauchsaugnapfgegend findet der Übergang der Muskulatur in die sehr viel einfachere des Hinterleibes in der Weise statt, dass die beiden Längsschichten in einander übergehen, Diagonalfasern und Ringfasern aber verschwinden, wenn wir nicht die schwache Parenchymmuskulatur des Hinterleibes für ihnen entsprechend halten wollen. Die Längsfasern treten zu etwa 100—120 Stück zu kompakten Bündeln zusammen; der Längsdurchmesser des quergeschnittenen Bündels steht radial (vide POIRIER, Pl. XXIV, Fig. 5). 80—100 solcher Bündel liegen neben einander und bilden, nur unbedeutende Zwischenräume zwischen sich lassend, eine kontinuirliche, bei älteren Thieren etwa 160 μ dicke Scheide, die sämmtliche Leibesorgane umhüllt. In der Endkeule weichen sie aus einander, ihre Abstände (bis zu 80 μ) werden unregelmäßig. Fast könnte man auf den Gedanken kommen, dass die Keule nicht beständiger Natur, sondern nur durch die starke Füllung der Endblindsäcke hervorgerufen sei, wobei das Parenchym zwischen den Muskelbündeln hindurchgepresst wird, welche in Folge dessen aus einander geschoben werden. LOOSS[1] hat, um ein Beispiel anzuführen, beobachtet, dass bei muskulösen Formen, wenn sie sich stark kontrahiren, Theile des Parenchyms »in Folge der starken Pressung nach außen geschoben wurden und die Ringmuskeln zwischen sich nahmen«. Ich persönlich möchte die Endkeule für eine konstante Bildung ansehen, da z. B. bei *Distomum ingens* Moniez, trotz des Vorhandensein starker Endblindsäcke des Darmes eine solche kugelige Anschwellung nicht vorhanden ist, sondern eine allmähliche Verjüngung nach vorn eintritt.

Betreffs der Parenchymmuskulatur habe ich der POIRIER'schen Darstellung nichts hinzuzufügen.

Ein besonderes Interesse darf die eigenartige Beschaffenheit der Muskulatur beanspruchen. Ich stellte das Vorhandensein von Röhrenmuskeln auch an erwachsenen Thieren fest, obwohl von POIRIER derartige Muskeln für Entwicklungsstadien angesprochen werden; sämmtliche Muskelfasern, auch die des Parenchyms, des Darmes etc. zeigten den röhrigen Bau. In der Litteratur finden wir bei den verschiedensten Trematodengattungen erwähnt, dass an den Muskelfasern eine stark tingirbare, homogene Rindenschicht und eine hyaline, farblose Markschicht zu unterscheiden sei. Besonders hervorgehoben

[1] LOOSS, Die Distomen. p. 119.

wird das Vorkommen von Röhrenmuskeln bei *Schistosomum haematobium*, *Temnocephala*, *Amphistomum subclavatum* u. a. Bei Holostomen werden sie ebenfalls beobachtet; selbst bei *Bathycotyle* konnte man auf einen ähnlichen Bau schließen. Vielleicht finden sich derartige Fasern bei allen Trematoden vor, und nur die Kleinheit der Elemente macht ihr Auffinden schwierig, denn selbst bei *Hirudinella clavata* war der röhrige Bau auf schief geführten Schnitten nicht leicht zu erkennen.

In erster Linie sind derartige Muskeln bei den Verwandten von *Hirudinella clavata* zu erwarten. Da MONIEZ, trotz der riesenhaften Dimensionen seines *D. ingens* bedauerlicherweise nichts Derartiges gesehen, ist es um so erfreulicher, dass v. BUTTEL in seiner kürzlichen Publikation den Beweis für ihr Vorhandensein erbringt.

Die Muskelfasern von *Hirudinella clavata* sind von spindelförmiger Gestalt. Die Längsfasern erreichen eine Länge von mehr als 2,5 mm. Gewöhnlich besitzen sie rundlichen Querschnitt; da, wo sie eng zusammengepresst, in Bündeln liegen, erscheinen sie polygonal. Ihr Durchmesser ist bei den einzelnen Muskelsystemen verschieden; bei den innern Längsfasern beträgt er 12—14 μ, bei den Ektoparenchymmuskeln (Fig. 26) nur 5—6 μ. Auch in demselben Bündel können die Durchmesser der einzelnen Fasern differiren. POIRIER sieht darin verschiedene Entwicklungszustände, ich dagegen meine, dass die Bündel aus in einander greifenden Fasern gebildet werden, die auf Querschnitten an verschieden dicken Stellen getroffen werden.

Die homogene Rindenschicht ist 2—4 μ dick, die Marksubstanz bis zu 8 μ. Wie wir sehen, handelt es sich um ganz respektable, nicht zu übersehende Bildungen. Woher es kommt, dass POIRIER die »Lumina« nicht gesehen hat, weiß ich nicht. Ich kann nur vermuthen, dass sein Material nicht gut konservirt gewesen ist.

Die Muskeln sind ganz ähnlich wie bei den Hirudineen entwickelt. Wir könnten nun vermuthen, in dem inneren Theile einen Kern zu finden, wie es bei den Hirudineen der Fall ist. Das ist mir aber trotz eifrigen Suchens nicht gelungen. Dagegen gewahren wir einen durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichneten centralen Strang. Die Rindenschicht bildet nicht überall einen geschlossenen Ring, denn wir erhalten Querschnitte von hufeisenförmiger Gestalt (Fig. 27). Aus dieser Öffnung sehen wir den feinen Strang heraustreten. Mitunter besitzen die Querschnitte zwei Lumina (Fig. 27), die durch Verästelung der Muskelfaser zu Stande kommen. Solche Verästelungen lassen sich bei unserer Species nachweisen, sie finden

sich auch bei anderen Trematoden, so sagt BETTENDORF (l. c.): »Im Allgemeinen verlaufen die Fasern, die derselben Schicht angehören, parallel zu einander, nicht selten vereinigen sich jedoch zwei oder drei Fasern zu einer einzigen oder spaltet sich umgekehrt eine Faser in zwei oder drei Fasern; auch kommen häufig Verbindungen zwischen benachbarten Fasern vor.«

Weiterhin ergab sich, dass die anscheinend homogene, kontraktile Masse der Rindenschicht sich aus kleineren Einheiten zusammensetzt. Nach Macerirung lassen die Fasern sich spalten, und auf Querschnitten erweist sich die kontraktile Substanz als aus feinen Punkten bestehend (Fig. 29); endlich konnte ich auf Anschnitten direkt fibrilläre Struktur nachweisen. Sie ist auch bei *Ogmogaster plicatus* von JAEGERSKIÖLD, bei *Haplometra cylindracea* und *Diplodiscus subclavatus* von BLOCHMANN gefunden worden. Turbellarien, Nematoden und Hirudineen können ebenfalls zum Vergleiche herangezogen werden. Bei den Längsfasern treten Anzeichen einseitiger Querstreifung auf, die durch Anwendung von KOH verstärkt werden.

POIRIER hat sich über die Entstehung der Muskelfasern Rechenschaft zu geben versucht, indem er behauptet, dass die dorsoventralen Fasern gebildet werden von Zellen, die, besonders bei jugendlichen Thieren im Parenchym des Vorderkörpers innerhalb des Hautmuskelschlauches, aber auch im Ektoparenchym anzutreffen seien. Er will beobachtet haben, dass diese Zellen sich strecken, während ihr Protoplasma sich zur kontraktilen Substanz differenzirt; das Restprotoplasma nebst Kern soll im Laufe der Entwicklung aufgebraucht werden. Das letztere trifft, wie wir eben gesehen haben, nicht zu. Eben so verhält es sich mit der Entstehung der Muskelfasern, denn, wie BLOCHMANN und BETTENDORF nachgewiesen haben, entstehen sie auf andere Weise. Bei näherer Untersuchung der Präparate sieht man den Muskelbündeln in kürzeren Abständen verästelte Zellen mit deutlichem Kern und Kernkörperchen anliegen, welche das Aussehen multipolarer Ganglienzellen haben. Zellen von besonderer Größe weisen die Saugnäpfe und der Pharynx auf (Fig. 25). Von ihnen sieht man feine Fortsätze ausgehen und sich zwischen den Muskelfasern vertheilen. Ich stehe nicht an, diese Fortsätze mit den feinen Strängen der Muskelfasern für identisch zu erklären, wenn mir gleich den unmittelbaren Zusammenhang aufzufinden nicht gelang. Andererseits fand ich, dass die großen Zellen mit dem Nervensystem in Verbindung stehen an Präparaten, die nach der APÁTHY'schen Methode mit Hämateïn gefärbt waren.

Die multipolaren Zellen haben zweierlei Deutungen erfahren. SCHUBERG[1], welcher, eben so wie später BRANDES, ihren Zusammenhang mit den Muskelfasern festgestellt hat, dem es auch glückte, an Osmiumpräparaten von *D. lanceolatum* eine Verbindung mancher Zellen mit Nerven nachzuweisen, fasst sie als periphere Ganglienzellen auf[2]. LANG hält sie für kleine, motorische Nervencentra. Die meisten Anhänger hat die andere Ansicht gefunden, nach welcher die fraglichen Zellen als die Bildungszellen der Muskelfasern, als Myoblasten anzusehen sind. Inzwischen ist es gelungen, den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis zu führen. Zunächst sind diese Verhältnisse an Cestoden studirt, dann von BLOCHMANN und BETTENDORF an Trematoden geprüft worden — es stellte sich heraus, dass nirgends ein Kern im Inneren der Fasern vorhanden war, aber stets eine Verbindung mit den großen Zellen bestand[3]. Die Muskelfasern von *Hirudinella clavata* zeigen das gleiche Verhalten. Die Verbindung mit dem Nervensystem ist dadurch zu erklären, dass der Myoblast gleichzeitig die Innervation der von ihm erzeugten Fasern vermittelt.

Als letzte Schicht der äußeren Körperbegrenzung hatten wir die peripheren Zellen (Fig. 19, 26, 28 *epz*) des Körperparenchyms angeführt. Sie bilden eine kontinuirliche, überall nahezu gleich dicke Lage und setzen sich auch über den Ösophagus fort und zwischen den Muskelbündeln bis zum Ektoparenchym. Die Zellen färben sich stark, sind 5—6 μ breit und 20—30 μ lang, bisweilen bandförmig oder von spindelförmiger Gestalt. Meist senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet, laufen sie gegen dieselbe spitz zu, so dass es den Anschein hat, als ob sie zwischen den Muskelbündeln feine Fortsätze nach außen absenden.

Hier weichen meine Beobachtungen von denen POIRIER's merklich ab. Dieser Autor will runde oder ovale Zellen vorgefunden haben, daneben besonders im Vorderkörper und bei jungen Thieren lange Parenchymzellen, die angeblichen Bildungszellen der Muskelfasern in allen Stadien der Entwicklung. Da die von mir beschriebenen Zellen so groß sind, dass sie POIRIER nicht entgehen konnten, andere Zellen aber nicht vorhanden sind, so bleibt nur die Möglichkeit übrig, dass sie mit den Parenchymzellen POIRIER's identisch sind. Ihre

[1] A. SCHUBERG, Zur Histologie der Trematoden. Würzburg 1894.

[2] Eben so POIRIER.

[3] Auch bei der Hirudineenmuskulatur können, wie ich aus einer noch nicht veröffentlichten Mittheilung des Herrn Privatdocenten Dr. BRANDES weiß, die Kerne außerhalb des Protoplasmas liegen.

Breite und wechselnde Größe mag unseren Autor zu seiner Auffassung gebracht haben.

Um über die wirkliche Bedeutung dieser Zellen klar zu werden, müssen wir die Verhältnisse bei anderen Trematoden berücksichtigen. Eine Durchsicht der einschlägigen Litteratur ergiebt, dass sie ihrer Lage und ihrem ganzen Verhalten nach den Subcuticular- oder Epithelzellen entsprechen, welche bei der Bildung der Cuticula eine Rolle spielen sollen.

Es wird nun unsere Aufgabe sein, die Frage nach der Herkunft der Cuticula zu erörtern. Diese Frage hat im Laufe der Zeit die verschiedensten Beantwortungen erfahren, wovon zwei besondere Beachtung zu verdienen scheinen.

Ziegler[1], Braun u. A. sehen in der Cuticula das Produkt der Umwandlung eines Epithels. Ihre Ansicht erfreute sich durch die Gewichtigkeit ihrer Vertreter einer großen Verbreitung, zumal nach den anderen Auffassungen den Trematoden ein äußeres Epithel abzugehen schien. Die Gründe, welche gegen die Ziegler-Braun'sche Hypothese sprechen, sind von Brandes[2] und Looss[3] eingehend aus einander gesetzt worden. Seitdem sich die Angabe des Vorkommens von Kernen in der Haut der Trematoden, wie bereits erwähnt, als irrig herausgestellt hat, dürfte diese Hypothese nicht mehr ernstlich in Betracht kommen. Neuerdings versucht man eine andere Deutung für die Entstehung der Cuticula.

Während Looss in der eben erwähnten Schrift das Parenchym ganz allgemein für die Bildung der Cuticula verantwortlich macht, weisen Brandes und Blochmann auf das regelmäßige Auftreten von chromatophilen Zellen hin, die unter oder zwischen der Hautmuskulatur gelegen, die Cuticula überall begleiten. Nach Brandes ist »die äußere Körperbedeckung eine wahre Cuticula, und zwar das Produkt der bei allen Trematoden vorhandenen Hautdrüsenschicht«, deren Ausführungsgänge und Verbindung mit der Cuticula er nachwies. Brandes bezeichnet diese in der Tiefe liegenden Zellen als Subcuticulardrüsen, während Blochmann, von der Ansicht ausgehend, dass überall, wo eine Cuticula vorhanden sei, auch ein absonderndes Epithel sein müsse, dieselben Zellen als ein in die Tiefe gerücktes Epithel auffasst. Es spricht hierfür, dass gelegentlich bei Trematoden

[1] H. E. Ziegler, *Bucephalus* und *Gasterostomum*. Leipzig 1883.

[2] Brandes, Zum feineren Bau etc.

[3] Looss, Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. Ber. Sächs. Ges. Wiss. Math.-physik. Klasse. 9. Jan. 1893.

das Vorkommen von einzelligen Drüsen und von Sinneszellen in der Haut beobachtet worden ist. Dem Einwand, dass dann die Epithelzellen durch die Muskulatur gänzlich von der Cuticula getrennt seien, begegnet BLOCHMANN, indem er von einem nachträglichen In-die-Tiefe-Wachsen der Epithelzellen unter Wahrung des äußern Zusammenhanges spricht. Er hat analoge Verhältnisse bei Cestoden und Anneliden nachgewiesen, und einer seiner Schüler JANDER[1] erbringt durch Regenerationsversuche an Tricladen den experimentellen Beweis. Er zeigt, »die Elemente der Pharynxbedeckung sind Zellen, echte Zellen, aber von einer für Epithelzellen ungewöhnlichen Gestalt. Nur mit einem Theile ihrer Masse liegen sie an der Oberfläche des Pharynx, nämlich mit einer wellig umrissenen, polygonalen Platte; der übrige, den Kern führende Theil geht von dieser aus in die Tiefe.«

Als ich die Cuticula mit Kalilauge behandelte, erhielt ich einige Male den Eindruck eines Plattenepithels; es war, als ob die Cuticula sich aus Zellen zusammensetze, in deren Peripherie und Centrum die erwähnten, als Sinnesendigungen gedeuteten Kanäle sichtbar waren. Da ein Zerfall in »Zellen« nicht immer eintrat, handelt es sich vielleicht nur um ein Kunstprodukt. Das Vorkommen der Subcuticularzellen überall da, wo Cuticula vorhanden ist, auch in der Wandung des Ösophagus und in den Saugnäpfen ist immerhin geeignet, der BRANDES-BLOCHMANN'schen Epitheltheorie als Stütze zu dienen, wenngleich ich nicht so glücklich war, den unmittelbaren Zusammenhang der spitz gegen die Haut auslaufenden Epithelzellen mit derselben nachzuweisen, denn dazu gehört, wie BLOCHMANN hervorhebt, lebend frisches Material oder besonders günstiges Material wie die von BRANDES untersuchten Amphistomen.

Parenchym.

Bei *Hirudinella clavata*, welche, wie alle Plathelminthen, kein Cölom besitzt, wird das Körperinnere vom Parenchym ausgefüllt. Wir haben parenchymatische Bildungen bereits in den elastischen Fasern angetroffen und einen allmählichen Übergang in das Innenparenchym verfolgen können. Dieses wird von POIRIER charakterisirt als »une substance conjonctive sans structure finement granuleuse présentant bien ça et là quelques noyaux, mais aucune trace de cellules« etc. Abweichend von dieser Darstellung fand ich ein feines Maschenwerk, dessen Zwischenräume mit hyalinem Plasma ausgefüllt

[1] R. JANDER, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. In: SPENGEL, Zool. Jahrb. X.

sind, mit gelegentlichem Vorkommen von undeutliche Kernkörperchen besitzenden Kernen. In der Nähe der Muskeln und der Organe verdichtet es sich, wird langfaserig und bildet eine Hülle; namentlich trifft dies beim Nervensystem zu (Fig. 34). Vergleichen wir diese Befunde mit der Darstellung von Looss in der bereits mehrfach erwähnten Arbeit über die Natur des Körperparenchyms, so finden wir eine ziemliche Übereinstimmung. Das Parenchym ist nach verschiedenen Richtungen im Vorderkörper von einer Anzahl theils einzelner, theils in Bündeln vereinigter Fasern durchsetzt, die sich an der Cuticula, den Saugnäpfen, dem Pharynx und den Genitalorganen inseriren.

Bauchsaugnapf.

Nachdem wir den Hautmuskelschlauch behandelt, wollen wir die beiden Saugnäpfe besprechen, die, wie Poirier richtig bemerkt, eine besondere Differenzirung desselben darstellen. Über ihre Gestalt und Größenverhältnisse brauche ich mich nicht eingehender zu verbreiten, da die Poirier'schen Schilderungen zutreffend sind. Über ihre Funktion habe ich mich weiter oben geäußert. Der Bauchsaugnapf ist, wie aus der Zeichnung ersichtlich (Fig. 17 *bsn*), mit seinem Lumen caudalwärts gerichtet. Sein Durchmesser maß an einem Thiere von 32 mm ungefähr 3 mm, seine variable Wanddicke bis zu 1 mm. Sein Innenraum ist von einer Cuticula, einer Fortsetzung derjenigen der äußeren Haut, überzogen, der sie in ihrem ganzen Verhalten gleicht. Eben so wie diese legt sie sich in starke Falten und täuscht »saillies coniques« vor. Sie besitzt am Rande die bemerkenswerthe Dicke von 50 μ, im Innern 10—12 μ. Nach innen findet der Autor den Saugnapf nicht nur von einer, sondern von zwei elastischen Schichten überzogen, von denen, wie er sehr richtig bemerkt, »personne jusqu'ici n'a signalé l'existence«.

Die erste sollte bestehen aus »fibres très aplaties, fortement pressées les unes contre les autres et dont les directions sont analogues à celles des méridiens à la surface de la sphère«; die zweite innere sollte ebenfalls aus Fasern gebildet werden, »dont la direction perpendiculaire à celle des fibres de la couche précédente est celle de l'équateur et des parallèles à la surface de la sphère«. Die gleiche Anordnung soll sich bei *Distomum insigne, veliporum, Megnini* und *hepaticum* vorfinden.

Leider lassen sich meine Beobachtungen mit den seinigen nicht in Einklang bringen. Es ist doch auffallend, dass erst Poirier das

Vorkommen einer doppelten Hülle elastischer Fasern bei der so oft untersuchten *Fasciola hepatica* bemerkt hat, wo selbst ein Forscher wie LEUCKART nichts Ähnliches gesehen. Ich habe mich eingehend mit der Untersuchung dieses Gegenstandes beschäftigt, und mein Ergebnis weicht von der POIRIER'schen Darstellung gänzlich ab. Erstens ist es mir nicht gelungen, mich von dem Vorhandensein einer doppelten Hülle mit Sicherheit zu überzeugen, obgleich ich vier Thiere daraufhin untersuchte; nur bei einem einzigen Exemplar habe ich den Eindruck gehabt, als ob hier und da eine feine Scheidewand in der Hülle verlaufe, doch kann diese Erscheinung auch durch Zerreißung oder Spaltung herbeigeführt sein. Zweitens fand ich, dass eine Differenzirung in elastische Fasern nicht vorhanden ist. Die Hülle ist vollkommen homogen. Da sie eine Dicke von 10—12 μ besitzt, so hätte mir eine faserige Struktur nicht entgehen können. Anfänglich war ich in Verlegenheit, wie diese Abweichung zu erklären sei, bis ich auf die Vermuthung kam, POIRIER könne vielleicht die zu äußerst liegenden Muskelfasern irrthümlich für elastische Fasern angesehen haben. Sie ward mir zur Gewissheit, als ich selbst einige Male in Gefahr gerieth, in den POIRIER'schen Irrthum zu verfallen. Zur Unterscheidung der elastischen Fasern von den muskulösen Elementen dient ihr verschiedenes Verhalten gegenüber Farbstoffen; sie nehmen z. B. Hämatoxylin oder Boraxkarmin oder einen anderen Kernfarbstoff fast gar nicht auf, dagegen färben sich die Muskelfasern intensiv.

Hat man einen die elastische Hülle hauptsächlich treffenden Tangentialschnitt eines Saugnapfes, der nur einen dünnen Belag von Muskelanschnitten trägt, so scheinen diese, gegenüber den dickeren Muskelbündeln blass, fast farblos. Denselben Unterschied kann man beobachten, wenn man verschieden dicke Schnitte einer Schnittserie auf demselben Objektträger hat. Nur so lässt sich POIRIER's Beschreibung erklären.

Hinsichtlich der muskulösen Ausstattung kann ich wieder POIRIER's Beobachtungen bestätigen. Wir können, wie bei den meisten Trematoden, Radial-, Äquatorial- und Meridionalfasern unterscheiden, wovon die ersteren die Hauptmasse des Saugnapfes ausmachen. Die Äquatorialfasern sind in eine periphere und centrale Lage geschieden; davon ist jene am vorderen Rande sehr bedeutend, nämlich bis zu zehn Fasern stark, dann nimmt sie gegen das Centrum hin ab und verschwindet, um am hinteren Rande verstärkt wieder aufzutauchen. Die centrale Lage ist etwas schwächer und zeigt das gleiche Ver-

halten. Meridionalfasern liegen peripher und sind auf den mittleren und hinteren Rand des Bauchsaugnapfes beschränkt. Endlich ist, wie unser Autor auch erwähnt, ein besonderes System von Transversalfasern vorhanden, »remplissant l'angle formé par la partie interne de la ventouse et sa lèvre transverse«. Ein ähnliches Bündel, nur schwächer entwickelt, tritt auf jeder Seite auf.

Mundsaugnapf.

Der Mundsaugnapf ist am vorderen Körperpole gelegen und hat eine subterminale Öffnung. Seine Gestalt ist die einer dorsoventral abgeplatteten Kugel von ca. 2 mm Durchmesser und 0,65 mm Wanddicke. Äußerlich ist er, gleich dem Bauchsaugnapf, mit einem cuticularen Belag, der sich auf den Pharynx und den Ösophagus fortsetzt, überzogen. Dieser, dessen Dicke mit der Kontraktion sich verändert, durchschnittlich 8—10 μ beträgt, ist im Hintergrunde des Saugnapfes bei der Einmündung in den Pharynx mit eigenthümlichen kugeligen Hervorragungen von etwa 16 μ Höhe, gleichfalls cuticularer Natur, bedeckt, über deren Bedeutung ich noch im Unklaren bin. Mitunter sitzen sie mit breiter Basis auf oder es schiebt sich ein kurzer Stiel ein. Sie können entweder dazu dienen, die feine angesaugte Membran zu reizen und zu verletzen, oder es sind Sinnesorgane, Tastpapillen. Für diese Möglichkeit scheint das Vorhandensein einer feinen basalen Durchbohrung, ähnlich den bei der Hautschicht beschriebenen »Kanälen«, zu sprechen. MONIEZ hat im Pharynx von *Distomum ingens* die gleichen Bildungen wahrgenommen, nämlich »très grosses villosités en forme de chou-fleur recouvertes par la cuticule«, ohne sich über ihre Funktion ein Urtheil bilden zu können[1]. Am Mundsaugnapf ist die obere Hälfte von der unteren sowohl der Größe wie der Struktur nach zu unterscheiden. Beiden sind gemeinsam die Radialmuskulatur und die Ringmuskeln, die am vorderen Ende in mächtiger Entwicklung, am hinteren Ende ziemlich schwach, als Schließmuskeln fungiren. Die obere Hälfte ist der unteren an Größe überlegen und durch das Vorhandensein sehr kräftiger, peripherer Äquatorialfasern (sechs bis acht Fasern stark) ausgezeichnet, welche den Saugnapf nicht kontinuirlich umgeben, sondern sich seitlich inseriren. Dazu kommen centrale Muskelfasern; sie sind schwächer (vier bis sechs Fasern stark) und verlieren sich gegen das Centrum. Vorn sah ich Muskelfasern zwischen der äußeren Peripherie

[1] Das für die elastische Schicht beim Bauchsaugnapf Gesagte gilt eben so für Mundsaugnapf und Pharynx.

und der Oberlippe ausgespannt, augenscheinlich dazu bestimmt, dieselbe zu bewegen. In der unteren Hälfte sind die Äquatorialfasern auf den vorderen Theil beschränkt; der dem Pharynx anliegende Theil ist von einer mächtigen, fast 160 μ starken Transversalfaserschicht durchsetzt, deren Elemente vom Pharynx quer bis zur Mitte der unteren Seite des Saugnapfes hinziehen. Meridionalfasern sieht man vereinzelt zwischen den beiden Enden des Saugorgans verlaufen.

Etwas in den Mundsaugnapf hinein ragt der Pharynx (Taf. XXXIV, Fig. 22 *ph*), ein längliches Organ von 1,2 mm Länge, 0,9 mm Breite und einer Wanddicke von 0,2 mm. Das Lumen des Mundsaugnapfes, etwa 0,8 mm betragend, verengert sich beim Übergang in den Pharynx bis auf 40 μ; dieser schließt einen etwa 0,6 mm breiten Hohlraum ein. Was seine Muskulatur anlangt, so sind außer Radiärfasern eine bedeutende periphere Ringfaserlage (drei bis vier Fasern stark) und eine sehr schwache centrale vorhanden. Etwa 60 μ hinter der Einmündung in den Mundsaugnapf wirkt ein sehr starkes Ringfaserbündel als Sphincter; dessgleichen ist am hinteren Ende, wo der Ösophagus beginnt, ein 30 μ dicker Sphincter vorhanden.

Der Ösophagus (Fig. 18 *oe*) liegt dem Pharynx dorsalwärts auf einer Strecke von 0,7 mm an. Sein Anfangs unbedeutendes Lumen kann sich bis zu 0,3 mm erweitern. Eine 10—15 μ starke Schicht von Ringfasern und eine eben so starke Längsfaserlage umgeben ihn. Die ungefähr 8—10 μ dicke Cuticula ist meist in Längsfalten gelegt, deren Querschnitte ungefähr 16—20 μ breit und 25—30 μ lang und manchmal so regelmäßig angeordnet sind, dass man an ein Epithel denken könnte. Neben den Längsfalten treten Querfalten auf.

Nach Poirier sollte der Ösophagus eben so lang als dick sein. Bei meinen Individuen trifft dies nicht zu. Die Länge des Ösophagus ist außerordentlich variabel; selbst bei dem gleichen Thiere wechselt das Lumen beträchtlich. Ist der Ösophagus etwas aufgetrieben, so erscheint seine sonst geschichtet aussehende Muskulatur einfach. Nach ca. 0,7 mm langem Verlaufe theilt er sich in zwei Äste (Fig. 18 *oea*), die die Ösophagealstructur mit cuticularem Belag und Muscularis beibehalten. Wir können dieselbe Faltung wie im unpaaren Ösophagus feststellen, doch kann sie bei praller Füllung eben so wie dort fehlen; dann sind die Wände vollständig glatt, die Muskeln gedehnt und dünn, und daher nicht leicht zu verfolgen. Das Lumen dieser Äste kann bis auf 0,8 mm steigen. Ungefähr 1,8 mm seitlich von ihrer Ursprungsstelle verengern sie sich bis auf 30—45 μ (Fig. 18 *in*), die Cuticula tritt stärker hervor, die Längsfaltung wird

wieder sichtbar, und die Ringmuskeln verstärken sich zu einem Schließmuskel. Nun erst erfolgt die Einmündung in den eigentlichen Darm (*ia*). Wir haben also den merkwürdigen Fall einer Gabelung des Ösophagus. Wie ich schon weiter oben bei *Bathycotyle* erwähnte, ist eine ähnliche Fortsetzung der ösophagealen Struktur auf die »abgehenden Äste« von LEUCKART bei *Fasciola hepatica* und *Paragonimus Westermanni* festgestellt worden; bei diesem Fascioliden schiebt sich »zwischen die Darmschenkel und den Ösophagus eine 0,16 mm lange Zuleitungsröhre ein, die von einer Cuticula ausgekleidet ist, spärliche Ring- und Längsmuskeln führt, aber eines Epithels entbehrt«. Ihr Lumen beträgt 0,1 mm gegen 0,3 mm Darmlumen, während bei *Hirudinella* im gefüllten Zustande das Lumen der benachbarten Darmtheile weit übertroffen wird. Ich will noch bemerken, dass die beiden Ösophagea</br>läste dem Pharynx aufliegen und sich weit oral- und dorsalwärts erstrecken.

Vielfach begeben sich die Darmschenkel nicht direkt nach hinten, sondern sie beschreiben einen Bogen nach vorn, wobei sie gleichzeitig stark anschwellen können; manchmal tritt dies nur einseitig auf. POIRIER will bei *Hirudinella clavata* und *Distomum Megnini*, MONIEZ bei *Hirudinella ingens* Blindsäcke im vorderen Theile des Darmes gefunden haben. Ich habe bei meinen Exemplaren ihr Vorkommen nicht feststellen können, POIRIER muss sich also getäuscht und etwas Anderes für Blindsäcke angesehen haben. Doch hören wir ihn selbst: »Après avoir pris naissance à l'extrémité de l'oesophage et un peu latéralement, elles (die Darmschenkel) forment un diverticulum très large dirigé en avant, où il s'étend jusqu'au niveau de la première moitié supérieure du pharynx,« und bezüglich des Epithels in diesen Divertikeln äußert er sich: »Les cellules qui composent cette couche interne sont presque aussi larges que hautes et étroitement pressées les unes contre les autres; elles ont en moyenne 30 μ de hauteur sur 18 μ de largeur.« Solches Epithel besitzt *Hirudinella clavata* nicht, POIRIER hat bei den verwandten Arten nirgends etwas Gleiches gesehen, weder MONIEZ noch BUTTEL bemerken derartige Epithelien. Man ist fast versucht zu glauben, unser Autor, dem die Gabelung des Ösophagus entgangen ist, habe die Anschwellung der Ösophagealäste für Blindsäcke und die Querschnitte der Falten, die er sich nicht zu erklären vermochte, für kubisches Epithel gehalten, denn die von mir an den Falten gemessenen Querschnittswerthe entsprechen ungefähr seinen Angaben, und eine quergeschnittene Muskelfaser mag den fehlenden Kern ersetzt haben.

Am eigentlichen Darm können wir einen epithelialen Belag und darunter eine einfache Ring- und Längsmuskellage unterscheiden. Bezüglich des Epithels glaubte ich einen Unterschied machen zu müssen zwischen dem Anfang des Darmes und dem übrigen Darm. Anfangs bestand es aus Cylinderzellen von ca. 20 μ Höhe und 2 μ Breite; auf diesen schienen Cilien von 120 μ Länge und darüber zu sitzen, ganz wie bei *Hirudinella ingens* Moniez, ob aber nur eine einzige oder ein »bouquet« von Cilien, vermag ich nicht zu sagen. Diesen Bau fand ich nur in der Nähe des Ösophagus, weiter hinten sah ich keine Cilien. Wie Moniez berichtet, ist auch bei *Hirudinella ingens* dieses Epithel nur in den vorderen Darmpartien anzutreffen. Weiter hinten erschwerte eine eigenartige Verfilzung des Darminhaltes mit der Darmwand die Untersuchung des Epithels ungemein. Um das schwarze Pigment des Darminhaltes zu zerstören, wandte ich alle möglichen Mittel an ohne jeden Erfolg; auch koncentrirte Kalilauge wurde benutzt, aber erst beim Erhitzen der Kalilauge auf dem Objektträger war es möglich, das Pigment zum Verschwinden zu bringen. Die Epithelzellen als solche waren auch nach dieser Procedur zu erkennen, aber ohne jede Spur von Cilien — möglich, dass sie nicht vorhanden waren, möglich, dass sie durch die Kalilauge zerstört worden sind. Vielleicht kann man die Cilien als Sekretstränge deuten, da Cilien von 120—150 μ Länge doch etwas Auffallendes sind, zumal wir uns über ihre physiologische Leistung an dieser Stelle nicht recht klar zu werden vermögen. Der Vorderdarm würde dann vielleicht ein Sekret absondern, welches verdauende Fermente enthielte.

Bei einer Anzahl von Trematodenarten ist die Oberfläche des Darmepithels in sehr lange, feine Fäden zerspalten, z. B. bei *Azygia tereticollis*, *D. folium* und *Amph. subclavatum*[1]. Blumberg hatte sie bei *Amphistomum conicum* beobachtet und für Cilien gehalten. Seine Ansicht scheint eine Bestätigung in Beobachtungen Monticelli's zu finden[2]. Er behauptet bei *D. calyptrocotyle* an den Fasern »movimenti attivissimi di allungamento e contrazione«, und »movimenti serpentini contemporanei a quelli di allungamento e contrazione« festgestellt zu haben, wogegen Looss keine Bewegung gefunden hat.

Die Muskelfasern des Darmes besitzen eine sehr regelmäßige Anordnung; die Anzahl der Längsfasern beträgt im Vorderdarm 80.

[1] Looss, Die Distomen. p. 142.

[2] Monticelli, Studii sui Trematodi endoparassiti. III. Supplementheft der Zool. Jahrb. Jena 1893.

Je nach der Füllung variirt das Darmlumen und liegen die Fasern mehr oder weniger eng an einander; in der Endkeule nimmt es bis auf 3 mm zu. Auf Tangentialschnitten sehen wir mitunter ein außerordentlich klares Bild der sich senkrecht kreuzenden Fasern; es sieht aus, als ob die Oberfläche des Darmes aus lauter kleinen Vierecken bestehe, deren Umrisse von den Fasern gebildet werden, deren Fläche nach außen vorgewulstet und mit Cylinderzellen und schwärzlichem Darminhalt erfüllt ist. Diese Bilder kommen dadurch zu Stande, dass bei starker Füllung oder bei Kontraktion die Darmwandung zwischen die Muskelfasern hindurch nach außen gepresst wird, wodurch die Oberfläche gewissermaßen wie mit Zöttchen besetzt erscheint. Ich finde bei MONIEZ eine Mittheilung[1], die mir anfänglich unverständlich war. Nachdem er die auffallende Thatsache berichtet, dass der Darm in seiner ganzen Ausdehnung keine Falte besitzt, lesen wir weiter: »Les parois intestinales se comportent d'une façon bien différente dans la portion dilatée des culs-de-sac; on voit des trabécules très nombreux, très ramifiés, assez développés par places pour s'insérer à la fois sur les parois opposées et traverser aussi le tube digestif dans toute sa longueur; les alvéoles serrées qui forment les trabécules multiplient considérablement la surface de l'intestin. Les espèces de villosités et d'alvéoles dont nous parlons sont dépourvues des longues cellules flagellées décrites plus haut; elles sont complètement tapissées par une couche épaisse, formée par une matière noire si adhérente qu'on a pu, chez le *D. clavatum*, la prendre pour une membrane indépendante.« Die letzte Bemerkung bezieht sich auf die irrige Ansicht JOURDAN's, der die dem Darmepithel anhaftenden schwärzlichen Inhaltsmassen für eine besondere, der Darmoberfläche angehörige Schicht hielt. Bei Vergleichung mit den anatomischen Verhältnissen von *H. clavata* finden die sonst nicht recht verständlichen Angaben MONIEZ' ihre einfache Erklärung. Die »trabécules« sind mit den Muskelfasern identisch, die »alvéoles« entsprechen der zwischen der Muskulatur nach außen gepressten Darmwandung, welche über 40 μ lange Zotten bildet. Wenn er weiter berichtet, dass die »trabécules« den Hohlraum des Darmes durchsetzen, so hat er sich eben getäuscht. Er irrt ferner, wenn er meint, die Epithelzellen fehlten den »alvéoles«; Anwendung von Kalilauge würde ihn eines Besseren belehrt haben.

Der schwärzliche Darminhalt ist von jeher den Autoren aufge-

---

[1] MONIEZ, Description du *Distomum ingens*. p. 539—540.

fallen; so schreibt PALLAS: »Die Bauchhöhle ist über die Hälfte . . . bloß mit einer schwarzen Flüssigkeit angefüllt. Die Schwärze schien klümprig geronnen und sah recht rußhaft aus.« MENZIES sah, wie *H. clavata* eine schwarze Flüssigkeit ausbrach, die auch leicht in dem durchscheinenden Körper wahrgenommen werden konnte. Nach OWEN enthalten die Endblindsäcke des Darmes kleine opake Partikelchen, dem Aussehen nach theilweise verdautem Blute ähnlich. Welcher Art die Färbung ist, weiß ich nicht. Mit Orceïn gefärbte Präparate färbten sich nach Zusatz von Kalilauge blau, dann, nachdem der Farbstoff gelöst war, grün. Der Darminhalt setzt sich aus feinen, 2 μ dicken Kügelchen zusammen, die keinerlei Anhalt für ihre Herkunft geben. MONIEZ will größere Körperchen gesehen haben, die an die Blutkörperchen der Vertebraten erinnerten. *H. clavata* würde danach, wie auch schon OWEN vermuthete, sich vom Blute seines Wirthsthieres nähren.

Exkretionsgefäßsystem.

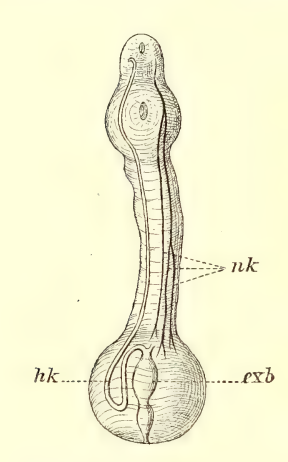
Bevor ich an das Studium des Exkretionsgefäßsystems ging, hatte ich die klare POIRIER'sche Schilderung eingehend gelesen und mir seine schöne Abbildung, die auch in BRONN's Klassen und Ordnungen wiedergegeben ist, gut eingeprägt; ich ging desshalb etwas in Vorurtheilen befangen an die Untersuchung heran und kam bei oberflächlicher Betrachtung zu dem gleichen Resultat wie der genannte Forscher, nämlich, dass beiderseits zwei Hauptkanäle nach vorn zögen. Die Größe des Objektes veranlasst leicht dazu, die Schnitte rascher zu durchfliegen, um schneller einen Überblick über den inneren Bau zu bekommen. Als ich aber an die Rekonstruktion der Exkretionskanäle ging, da stellte sich die bemerkenswerthe Thatsache heraus, dass die verschiedenen Querschnitte, die POIRIER Veranlassung gegeben haben, mehrere parallele Längsstämme zu konstruiren, Querschnitte eines und desselben Längskanals sind, dass also POIRIER in einen Irrthum verfallen ist. Das Exkretionsgefäßsystem ist von allen Organen des Körpers von *H. clavata* das am schwierigsten zu verfolgende. Es hat dies seinen Grund in den außerordentlich starken Windungen und dem wechselnden Durchmesser seiner Kanäle. Da auch gelegentlich Zerreißungen vorgekommen sind, wie sie bei größeren etwas harten Objekten unvermeidlich sind, so ist es mir unmöglich, eine Topographie, im Sinne POIRIER's etwa, zu geben.

Wie schon mit bloßem Auge zu sehen, mündet der Exkretionsapparat durch einen am hinteren Körperpole befindlichen, mit regel-

mäßigen Ringfalten umgebenen Porus nach außen, welcher durch starke Ringmuskulatur verschlossen werden kann. Ein etwa 0,3 mm langer, sehr dünner Kanal führt in die Exkretionsblase, eine große Sammelblase, die in der keuligen Anschwellung zwischen den Darmschenkeln gelegen ist. Sie läuft dorsalwärts nach vorn, ist ein längliches Organ und bezüglich ihrer Gestalt abhängig von ihrem Füllungsgrade und der Anschwellung der Endblindsäcke der Darmschenkel; meist hat sie die Gestalt einer Sanduhr. Ich halte es für verkehrt, auf die Größe ihres Lumens irgend welches Gewicht zu legen, wie es v. BUTTEL thut. Wie ich bereits oben schilderte, war bei *Bathycotyle* in dem einen Falle die Vesicula excretoria sehr geräumig, im anderen nur durch einen schmalen Spalt angedeutet.

Bei dem größten Thiere maß der vordere Theil in der Breite 1,5 mm, in der Dicke 2 mm, für die Mitte betrugen die entsprechenden Werthe 0,3 bezw. 3 mm, für den hinteren Theil 1,3 resp. 2 mm; ihre Länge endlich betrug 3 mm. Ringmuskeln wie Längsmuskeln in einfacher Lage sind der Wandung eingelagert, die von einer homogenen, feinen Membran überzogen ist; sie ist in zahlreiche Falten gelegt, wesshalb die Oberfläche der Blase ein zottiges Aussehen besitzen kann. In diese Blase münden am vorderen Ende die Längskanäle. Es befindet sich in der keuligen Anschwellung ein derartiges Gewirre von Kanälen, deren Verlauf oft nahe den stark gefalteten Wandungen hinführt, dass es mir nicht möglich ist zu sagen, wieviel Kanäle in sie münden; wir haben jedoch ein Recht anzunehmen, dass, ähnlich wie bei den meisten Fascioliden, nur zwei Kanäle eintreten. Sobald wir den cylindrischen Theil des Körpers durchmustern, sehen wir beiderseits einen einzigen Hauptkanal von etwa 200 μ Durchmesser verlaufen, allerdings mit Windungen, die es nicht leicht machen ihn im Auge zu behalten (Taf. XXXIV, Fig. 21, 23, 24 *hk*). Nach POIRIER sollten auf jeder Seite zwei Hauptkanäle verlaufen. Aus dem Hinterende gehen sechs Nebenkanäle etwa 60—80 μ stark, hervor, die durch den Zusammentritt von feineren Kanälen entstanden sind (Fig. 21, 23 *nk*). In welcher Weise sie mit den Hauptkanälen (*hk*) in Verbindung stehen, habe ich nicht feststellen können. So viel ist sicher, dass in der vorderen Hälfte des Hinterleibes nur zwei Nebenkanäle (*nk*) vorhanden sind. Möglicherweise erfolgt eine Vereinigung der Nebenkanäle zu einem gemeinsamen Kanal, der dann vorn umbiegt, um als Hauptkanal den Körper zu durchziehen und in die Exkretionsblase (*exb*) zu münden, etwa nach dem nebenstehenden Schema. Die Nebenkanäle geben feineren Kanälen den Ursprung, die sich wieder verzweigen

und schließlich mit den Wimperflammen endigen. Von deren feineren Bau konnte ich nichts erkennen, was um so auffälliger ist, als POIRIER, dessen Material zweifelsohne nicht gut erhalten war, Bilder von ganz vorzüglicher Deutlichkeit und Größe zeichnet. Die Struktur der Exkretionsgefäße ist verschieden; allen, ausgenommen die feinsten Verästelungen, ist die homogene Membran gemeinsam, die wir schon an der Vesicula excretoria kennen gelernt haben. Was das Vorkommen von muskulösen Elementen in den Wandungen der Exkretionsgefäße anlangt, so ist es von LOOSS[1] für die von ihm untersuchten kleineren Arten in Abrede gestellt worden. MONTICELLI[2] ist in dieser Hinsicht zu anderen Ergebnissen gekommen. Ich citire die hierauf bezügliche Stelle, wo er sagt, dass die Muskulatur »nulla, o poco apprezabile, nei piccoli tronchi, aumenta in sviluppo nei tronchi maggiori e specialmente nella vescicola caudale: questi rivestimento è fatto da un doppio sistema di fibre, circolari et longitudinali, ma non sempre entrambi sono rappresentate: spesso è solo il primo che può riconoscersi nei tronchi longitudinali specialmente«.



Hirudinella clavata. 2,5 mal vergr. Schema des Exkretionssystems. *exb*, Exkretionsblase; *hk*, Hauptkanal rechts, *nk*, Nebenkanäle links eingetragen.

Die Richtigkeit seiner Angaben ist von LOOSS angezweifelt worden. Wie dem auch sei, bei *Hirudinella clavata* besitzen die Hauptgefäße innere Ring- (Längsschnitt Fig. 33 *a*, *rm*) und äußere Längsfasern (Querschnitt Fig. 33 *b*, *lm*) in einfacher Lage; je nach dem Füllungsgrade und der Kontraktion ist die Oberfläche der Wandung glatt oder in Falten gelegt. POIRIER sieht die Muskelfasern nicht, weiß dagegen von eigenthümlichen Verdickungen der Wandungen zu berichten: »Leurs parois, très minces, présentent une série d'épaississements, transverses et longitudinaux qui forment en toute la longueur des vaisseaux .... une série de cadres rectangulaires très symétriquement disposés et à bords épaissis.« Die »linearen« Transversal- und Längsverdickungen sollen den Wänden eine gewisse Widerstandsfähigkeit geben, »tout en leur conservant une grande puissance d'absorption«.

[1] LOOSS, Die Distomen. p. 159.

[2] MONTICELLI, Studii sui Trematodi. p. 49.

Als ich diese »épaississements« einer näheren Untersuchung unterzog, stellte ich fest, dass es keine Verdickungen waren, sondern Vorsprünge nach innen, die durch irgend einen äußeren Widerstand gegen den Druck der gefüllten Gefäße zu Stande kommen, und dass dieser Widerstand durch die Muskulatur der Wandung bewirkt wird. Ähnlich wie beim Darme werden die Wände gegen die regelmäßig angeordnete Muskulatur gepresst und — »cadres rectangulaires« sind die Folge (Taf. XXXV, Fig. 32 zeigt einen Quer- und Anschnitt eines Exkretionsgefäßes). Oft werden die Muskelfasern derartig gedehnt, dass ihr Auffinden selbst mit starken Systemen nicht ganz leicht ist. »Cadres rectangulaires« hat POIRIER auch bei *Distomum Megnini* vorgefunden. Die meist in regelmäßige Querfalten gelegten Nebenkanäle weisen nur Längsfasern auf; die aus ihnen entspringenden feinen Kanäle entbehren der muskulösen Bekleidung.

Nervensystem.

Es ist keine ganz leichte Aufgabe, das Nervensystem aus Schnittserien zu rekonstruiren, auch wird diese Methode, zumal wenn es sich um länger konservirtes Material handelt, niemals annähernd die Resultate ergeben, die das Studium lebender Objekte erzielen kann; denn kein Organsystem wird durch die konservirende Flüssigkeit mehr beeinflusst als das Nervensystem. Nach den grundlegenden Arbeiten von LANG, GAFFRON und LOOSS hat sich im Bau des Nervensystems der Trematoden eine bemerkenswerthe Übereinstimmung ergeben, so dass wir wohl bei allen den so nahe verwandten Arten unserer Gattung den gleichen Bau voraussetzen dürfen. Nach den bisher vorliegenden Mittheilungen ist das aber nicht annähernd der Fall; MONIEZ findet einen anderen Verlauf wie POIRIER, v. BUTTEL stimmt nicht mit MONIEZ überein. Ich glaube, dass diesen Abweichungen nicht allzu viel Gewicht beigelegt werden darf; sie sind auf die verschiedene Konservirungsart und auf den verschieden guten Erhaltungszustand zurückzuführen. Auch meine Beobachtungen sind in mancher Hinsicht anders als die POIRIER's.

Das Nervensystem, das noch im Jahre 1835 RICHARD OWEN unseren Fascioliden absprechen konnte, ist aus Elementen von außerordentlicher Größe zusammengesetzt. Es besteht aus einer dorsal zum Pharynx verlaufenden Kommissur, die zwei große Ganglienknoten mit einander verbindet. Von diesen werden nach vorn auf jeder Seite zwei stärkere Nerven abgegeben; der innere tritt in den Mundsaugnapf ein, verläuft eine Strecke meridional, indem er sich verästelt

und ein feines Netzwerk bildet, an welches die als Myoblasten bezeichneten Zellen angeschlossen sind; der äußere, etwas stärkere Nerv läuft seitlich vom Mundsaugnapf nach dem oralen Ende zu. Ob er sich dort, wie POIRIER angiebt, mit dem entsprechenden Nerven der anderen Seite vereinigt, kann ich nicht sagen. Ungefähr in der Mitte der Peripherie des Saugnapfes entsendet er in diesen einen starken Ast, der sich eben so wie der oben besprochene Saugnapfnerv verhält.

Feinere Nervenfasern verlieren sich im Parenchym. Nach hinten gehen gleichfalls eine Reihe von Nerven ab. Zwei kurze Nervenstränge innerviren den Pharynx, in den sie beiderseits neben dem Ösophagus eintreten. Die Innervation des Hinterleibes wird durch die beiden großen, den Cerebralganglien entspringenden Längsstämme besorgt; sie liegen seitlich-ventral und können eine Breite von 80 μ, eine Dicke von 190 μ besitzen. Man trifft hier und da noch andere Nervenzüge, mehr seitlich oder dorsal gelegen, an, ist nur außer Stande, ein zusammenhängendes Bild, etwa wie bei *Cercariaeum*[1] zu bekommen. Es ging mir eben so wie POIRIER, der die dorsal gelegenen Nerven nur bis in die Gegend der Genitaldrüsen verfolgen konnte. Die beiden Längsstämme aber ziehen dem aboralen Pole zu, und hier erfolgte, wie auch POIRIER feststellte, eine Vereinigung der inzwischen schwächer gewordenen Stränge unter der Exkretionsblase; vor dem Bauchsaugnapf schwellen sie zu einem Bauchganglion an, welches dem Cerebralganglion an Größe nahezu gleichkommt. Beide Bauchganglien sind durch eine (starke) Kommissur verknüpft; von ihnen gehen zwei kräftige Nerven aus, durchsetzen die Hülle des Saugnapfes und bilden ein ähnliches Geflecht wie im Mundsaugnapf. Ringkommissuren fand ich nur hinter dem Bauchsaugnapf.

Die Nerven, besonders die Längsstämme, sind in eine bindegewebige Scheide gehüllt; sie setzen sich aus vielen Fasern zusammen (Taf. XXXV, Fig. 31), deren Durchmesser zwischen 3 und 30 μ schwankt, die peripher von einer homogen erscheinenden bindegewebigen Hülle umgeben sind, welche dem Nervensystem ein röhrenförmiges Aussehen giebt. Über die feinere Struktur der Fasern ist nichts Endgültiges auszusagen. Der centrale Theil, gewissermaßen der Inhalt der Röhre, ist fast homogen. Bei den dicken Fasern weist er in der Mitte eine dunklere Differenzirung auf, bei den kleineren sehen

---

[1] H. BETTENDORF, Nervensystem und Sinneszellen. SPENGEL's Zool. Jahrbücher. 1897.

wir in ihm mitunter zahlreiche feine Punkte, die als Querschnitte von Nervenfibrillen gedeutet werden könnten. Die sogen. Ganglienzellen liegen den Nerven äußerlich in größeren Abständen an; nur am Cerebral- und Bauchganglion erscheinen sie gehäuft. Die »Röhren« besitzen in ihrem Inneren Vorsprünge, die vermuthlich, wie bei der Myelinscheide der Vertebratennerven, durch Schrumpfung entstanden sind.

Genitalapparat.

a. Männlich.

Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus zwei Hoden, den Vasa deferentia, einer Vesicula seminalis und einem umstülpbaren Penis.

Die Hoden liegen neben einander (Fig. 22 t_1 und t_2), der rechte etwas vor dem anderen, hinter dem Bauchsaugnapf, diesen fast berührend; sie besitzen einfache, fast kugelige Gestalt, ihr Durchmesser ist 0,9—1 mm. Äußerlich sind ihrer homogenen Hülle spärliche Längsfasern aufgelagert, dagegen keine Ringfasern. Die Vasa deferentia entspringen aus den Hoden etwa in der Mitte der oralen Seite, das von ihnen eingeschlossene Lumen misst 24—30 μ, ihre homogene, sich stark färbende Wandung 3—5 μ; Muskeln scheinen sie nicht zu besitzen. Zu beiden Seiten des hier gerade verlaufenden Uterus passiren sie die Gegend des Bauchsaugnapfes, vor welchem etwa in der Mitte des Vorderkörpers ihre Vereinigung zur Vesicula seminalis (Fig. 17, 18 *vs*) erfolgt, einen gewundenen Schlauch von etwa 1,5 mm Länge, 0,26 mm Durchmesser und gleicher Struktur. Vasa und Vesicula sind prall mit Spermatozoen gefüllt. Aus der Vesicula wird das Sperma in einen muskulösen Kanal entleert, welcher Pars prostatica genannt wird; seine Innenseite ist mit einem Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Elemente etwa 24 μ lang und 2 μ breit sind, darauf folgt feine Ring- und etwas dickere Längsmuskulatur; endlich folgt eine 25—30 μ dicke Drüsenschicht, gebildet aus sehr kleinen Drüsen, die ihren Inhalt in den Kanal ergießen; man kann sie als Prostatadrüsen bezeichnen. Das Ende des männlichen Leitungsweges wird gebildet von dem Ductus ejaculatorius, einem dünnen, etwa 6 μ breiten Kanal mit cuticularem Belag ohne drüsige Ausstattung; er mündet auf einer konischen Erhöhung vor dem weiblichen Apparat in den Genitalsinus (Genitalatrium). Der umstülpbare Theil des Endrohres des männlichen Apparates dient als Begattungsorgan; er ist kurz und auffallend dick (0,35 mm). Bei allen meinen Individuen ist der

Penis weit zurückgezogen, und da sie sich äußerst heftig kontrahirt haben, sind die männlichen und weiblichen Ausführungsgänge neben den Pharynx verlagert worden, entweder rechts oder links von ihm.

b. Weibliche.

Der weibliche Apparat setzt sich zusammen aus Ovarium, Schalendrüse, Laurer'schem Kanal, Dotterstöcken und Uterus. Das Ovarium, von rundlicher Gestalt, fast median hinter den beiden Hoden gelegen, übertrifft diese an Größe, da sein Durchmesser 1,1 mm beträgt. Die größten, in ihnen enthaltenen Eizellen sind 8 μ dick. Der sehr enge Oviduct giebt innerhalb der Schalendrüse den Laurer'schen Kanal ab und vereinigt sich mit dem unpaaren Dottergang (vgl. Fig. 30).

Die Dotterstöcke (Fig. 22 *dk*) liegen auf jeder Seite dem Darme an in Gestalt von 60 μ dicken Schläuchen, die mit einander anastomosiren und sehr gewunden sind; sie dehnen sich von der keuligen Anschwellung bis zu den Hoden aus und geben ihre Produkte an Sammelkanäle (von Poirier vitelloducte genannt) ab, welche sich in der Nähe des Ovariums ventral zum unpaaren Dottergange vereinigen. Ihr Inhalt besteht aus gelblichbraunen, lichtbrechenden Körnchen. Abweichend von *Bathycotyle* ist hier die Zellnatur des Dotters völlig vernichtet.

Der Laurer'sche Kanal (*lk*) besitzt, wie aus der Fig. 30 ersichtlich, an seiner Ursprungsstelle, zwei Erweiterungen, ähnlich den oben bei *Bathycotyle* erwähnten. Nach einer Wendung oralwärts wendet er sich der Rückenseite zu und mündet dort durch einen feinen Porus. Seine homogene Wandung ist mit spärlichen Ring- und Längsfasern versehen.

Eine besonders wichtige Rolle spielt die Schalendrüse, dem kompakten Typus angehörig. Sie besteht aus vielen Drüsen mit kolbig angeschwollenem Leib, welcher 24 μ dick ist und einen 8 μ großen Kern mit Nucleolus enthält. Die Ausführungsgänge sämmtlicher Drüsen konvergiren gegen den Oviduct. Ein Receptaculum seminis besitzt *H. clavata* nicht; trotzdem sind im Laurer'schen Kanal, der dann nach Ofenheim eine entsprechende Funktion übernehmen soll, sowohl Ei- als Dotterzellen vorhanden. Spermatozoen begegnen uns in dichter Menge erst im eigentlichen Uterus, der seinen Anfang nimmt, nachdem der Oviduct einige Windungen in der Schalendrüse zurückgelegt und sie verlassen hat. Der Uterus ist sehr lang und außerordentlich stark gewunden, von wechselndem, bisweilen, besonders in den vorderen, der Mündung benachbarten

Theilen einen Durchmesser von 400—500 μ erreichendem Lumen. Die Uteruswand ist mit einer Lage sich tief färbender Zellen, wahrscheinlich sekretorischer Art, bedeckt, und mit sehr dichten Ringmuskelfasern und schwächeren Längsfasern ausgestattet. Hinter dem Bauchsaugnapf verengt sich der Uterus bis auf 60 μ, bekommt verstärkte Muskulatur und läuft in gerader Richtung nach vorn, zugleich legt sich seine Wand in Längsfalten, was bei stärkerem Lumen (100—120 μ) nicht der Fall ist. In der Nähe der Vesicula seminalis, ventral von dieser und etwas hinter ihr, erweitert er sich zu einer Art Eibehälter (*uta*) bis auf etwa 0,36 mm, um durch einen engen Kanal hinter der männlichen Öffnung in das Genitalatrium nach außen zu münden. Er ist stark mit Eiern (Taf. XXXIV, Fig. 20) gefüllt, welche bis zu 32 μ Länge und 22 μ Breite besitzen. Dieser Werth bezieht sich auf den Endtheil des Uterus, in den der Schalendrüse benachbarten Theilen sind sie bedeutend schmäler (16—18 μ). Man kann hieraus ersehen, dass die Größenangabe der Trematodeneier zur Bestimmung der Species nur einen bedingten Werth hat.

Die Zusammengehörigkeit der in der Einleitung angeführten Vertreter der Gattung *Hirudinella* dürfte zweifellos durch die Untersuchungen der betreffenden Forscher dargethan sein. Es ist die Stellung der Gattung im System und damit ihre Berechtigung nachzuweisen. Dazu ist es nöthig, eine Diagnose zu geben. Zwar besitzen wir, wie schon oben erwähnt, eine solche; DE BLAINVILLE fasste in der von ihm aufgestellten Gattung Arten zusammen, »dont le corps, arrondi, est renflé en massue«; auch hat sie sich eigentlich schon einmal bewährt insofern, als bei ihrer Anerkennung es unmöglich gewesen wäre, das lang gestreckte, spitz zulaufende *Distoma gigas* Nardo in die Gattung einzureihen, welches sich nach der anatomischen Untersuchung, trotz seiner ungeheuren Länge als ziemlich muskelschwaches Thier mit abweichender Lage der Geschlechtsorgane etc. herausgestellt hat. DE BLAINVILLE's Diagnose kann uns aber nicht genügen, da sie auf ein einziges, noch dazu rein äußerliches Merkmal, das z. B. auch den Amphistomen zukommt, gegründet ist; wir wollen auch innere Charaktere zur Feststellung heranziehen. Meiner Meinung nach würde sie etwa so zu lauten haben:

Sehr große Formen mit gedrungenem, am hinteren Ende stark angeschwollenem, sehr muskelkräftigem Körper. Saugnäpfe einander genähert, der Bauchsaugnapf stärker entwickelt und nicht selten mehr oder minder über die Fläche des Körpers erhoben, Haut fest, ohne

Stacheln, meist in ringförmige Falten gelegt. Darm mit Pharynx, mittellangem, sich spaltendem Ösophagus und langen, am blinden Ende sackartig anschwellenden Darmschenkeln, ohne Blindsäcke im vorderen Theile. Darminhalt schwarz. Exkretionsblase einfach; in sie münden zwei Längsgefäße mit stark gewundenem Verlauf. Genitalporus ventral unter oder hinter dem Pharynx.

Begattungsorgane vorhanden; der sehr muskulöse Cirrusbeutel umschließt die Endtheile des männlichen und weiblichen Leitungsweges. Samenblase dorsal in der Mitte des Vorderkörpers gelegen und durch die stark entwickelte Pars prostatica mit dem Ductus ejaculatorius verbunden. Zwei kugelige Hoden caudal vom Bauchsaugnapf, meist diesem anliegend. Kugeliger Keimstock ungefähr median, dicht hinter den Hoden, wenig größer als diese. Receptaculum seminis fehlt, LAURER'scher Kanal ist vorhanden. Dotterstöcke tubulös, ansehnlich entwickelt, in den Seiten des Körpers, außerhalb des Darmes. Schlingen des Uterus zahlreich, auf den Raum hinter den Keimdrüsen beschränkt. Eier in der Länge zwischen 30—48 μ, in der Breite zwischen 14—24 μ. Bewohner des Magens und Darmes von Scomberiden[1].

Typus: *Hirudinella clavata* Menzies.

Nach der Lage der Geschlechtsdrüsen gehört die Gattung *Hirudinella* in die zweite Gruppe des LOOSS'schen Fasciolidensystems. Dort treffen wir in der Gattung *Accacoelium* Monticelli Fischparasiten von ziemlicher Größe an, z. B. *A. contortum*[2], allein sie sind durch den eigenthümlichen Bau ihres Darmapparates und das Fehlen von Begattungsorganen u. A. unterschieden. Die Gattung *Dicrocoelium* Duj. partim, die noch in Betracht käme, enthält mit einer einzigen Ausnahme (*D. dendriticum* im Darme von *Xiphias gladius*) nur in der Leber und Gallenblase von Warmblütern lebende Parasiten, auch weicht sie im äußern Habitus durch die geringe Größe, den schwächlichen Körper u. A., im inneren Bau durch den Besitz eines Receptaculum seminis ab. Auf die Gattung *Hemiurus*, deren Vertreter ebenfalls im Magen und Darme von Seefischen leben, einzugehen,

---

[1] Für *Distomum ampullaceum* hatte der Finder einen Cetaceen angegeben, was V. BUTTEL auf einen Irrthum zurückführt. Für *Distomum Pallasii* Poirier gilt dasselbe.

[2] Die Angabe von LOOSS: Haut . . . ohne Stacheleinlagerung . . . widerspricht den Angaben LINTON's, der bestachelte Exemplare in *Mola mola* gefunden.

halte ich für unnöthig, da hier der Gedanke an eine nähere Verwandtschaft nicht aufkommen kann.

Somit wäre die Berechtigung der Gattung *Hirudinella* erwiesen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Halle angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Direktor dieses Institutes, Herrn Prof. GRENACHER, für das rege Interesse an meiner Arbeit meinen besten Dank abzustatten. Besondern Dank schulde ich Herrn Privatdocenten Dr. BRANDES für die freundliche Anregung zu dieser Arbeit und die thatkräftige Förderung, die er jeder Zeit ihr hat zu Theil werden lassen.

Halle a. S., im December 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

alm, äußere Längsfasern;
aequ, Äquatorialfasern;
br, Befruchtungsraum (Ootyp);
cu, Cuticula;
de, Ductus ejaculatorius;
dg, unpaarer Dottergang;
dm, Diagonalfasern;
dz, Dotterkanal;
el, elastische Fasern;
epi, Darmepithel;
eput, Uterusepithel;
epz, Epithelzellen der Haut;
exb, Exkretionsblase;
f, Falten der Haut;
ga, Genitalatrium;
i, Darmschenkel;
ia, Anfang derselben;
ilm, innere Längsfasern;
kg, Keimgang (Oviduct);
kst, Keimstock (Ovar);
li, Lippen;
lk, LAURER's Kanal;
lmp, Parenchym-Längsmuskeln;
mgo, männliche Geschlechtsöffnung;
mr, Meridionalfasern;
msn, Mundsaugnapf;
o, Mundöffnung;
oe, Ösophagus;
oea, Ösophagusäste;
of, Falten der Mundöffnung;
pe, Porus excretorius;
pg, Porus genitalis;
ph, Pharynx;
pp, Pars prostatica;
rd, Radiärfasern;
rm, Ringfasern;
rmp, Parenchym-Ringmuskeln;
rsut, Receptaculum seminis uterinum;
ru, Runzeln;
sb, Sinnesendigungen;
sch, bindegewebige Nervenscheide;
scu, Subcuticula;
sd, Schalendrüse;
t_1, t_2, Hoden;
tm, Transversalfasern;
ut, Uterus;
uta, Anschwellung des Uterus;
vs, Vesicula seminalis;
wgo, weibliche Genitalöffnung;
za, Zapfen der Cuticula.

Tafel XXXIII.

Bathycotyle branchialis n. g. n. sp. Fig. 1—15.

Fig. 1. Profilansicht. Ca. 4mal vergr.

Fig. 2. Innere Anatomie von der Bauchseite, schematisch. Die Uteruswindungen sind schwächer ausgeführt oder weggelassen, um die anderen Organe nicht zu verdecken. Ca. 14mal vergr.

Fig. 3. Medianschnitt durch den ganzen Körper. 24mal vergr.

Fig. 4. Querschnitt durch die Bauchsaugnapfgegend. 16mal vergr.

Fig. 5. Querschnitt durch den Hinterleib. 16mal vergr.

Fig. 6. Ovar und Schalendrüse; die davon abgehenden Kanäle aus Schnitten rekonstruirt. 35mal vergr.

Fig. 7. Theil eines Längsschnittes durch den Mundsaugnapf. 180mal vergrößert.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Ventralseite des Hautmuskelschlauches im Vorderkörper. 145mal vergr.

Fig. 9. Längsschnitt durch das Genitalatrium. *, Lage der männlichen Geschlechtsöffnung. 52mal vergr.

Fig. 10. Längsschnitt durch den Vorderdarm. 360mal vergr.

Fig. 11. Ei mit Embryo. 750mal vergr.

Fig. 12. Abnormes Ei. 750mal vergr.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Dorsalseite des Vorderkörpers. 145mal vergrößert.

Fig. 14. Flächenansicht der Cuticula, polygonale Felder zeigend. 540mal vergrößert.

Fig. 15. Querschnitt der Cuticula. 540mal vergr.

Tafel XXXIV.

Hirudinella clavata. Taf. XXXIV, Fig. 16—25; Taf. XXXV, Fig. 26—34.

Fig. 16*a*. Ventralansicht. Fig. 16*b*. Profilansicht. Nat. Größe.

Fig. 17. Medianschnitt durch den Vorderkörper. 24mal vergr.

Fig. 18. Frontalschnitt durch den Vorderkörper. 12mal vergr.

Fig. 19. Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch über dem Bauchsaugnapf eines großen Thieres. 230mal vergr.

Fig. 20. Ei. 750mal vergr.

Fig. 21. Längsgefäß beim Eintritt in die Endkeule, von der Seite. 17mal vergrößert.

Fig. 22. Totalansicht des Vorderkörpers ohne Bauchsaugnapf (ventral), halbschematisch. 12mal vergr.

Fig. 23. Dem Gefäß (Fig. 21) entsprechendes Längsgefäß der Gegenseite. 17mal vergr.

Fig. 24. Längsgefäß aus dem Vorderkörper eines jungen Thieres. 17mal vergrößert.

Fig. 25. Myoblast aus dem Pharynx. 230mal vergr.

Tafel XXXV.

Fig. 26. Längsschnitt durch den Hautmuskelschlauch des Hinterleibes. 230mal vergr.

Fig. 27. Muskelquerschnitte, zum Theil mit Durchbohrung der kontraktilen Substanz. 500mal vergr.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Ventralseite des Vorderkörpers (junges Thier). 230mal vergr.

Fig. 29. Muskelquerschnitte, den fibrillären Bau zeigend. 1010mal vergr.

Fig. 30. Ovar und Schalendrüse, die davon abgehenden Kanäle aus Schnitten rekonstruirt. 35mal vergr.

Fig. 31. Querschnitt durch den Längsnerven (Vorderkörper). 540mal vergrößert.

Fig. 32. Querschnitt und Anschnitt eines Exkretionsgefäßes. 230mal vergrößert.

Fig. 33*a*. Längsschnitt durch die Wand eines Exkretionsgefäßes. 540mal vergrößert.

Fig. 33*b*. Querschnitt durch die Wand eines Exkretionsgefäßes. 540mal vergrößert.

Fig. 34. Anschnitt der Cuticula, die Sinnesdurchbohrungen zeigend. 160mal vergrößert.

Ein Fall von lateralem Hermaphroditismus bei Palinurus frontalis M.-E.

Von

Prof. Dr. **Otto Bürger**
(Santiago de Chile).

Mit 4 Figuren im Text.

Auf Juan Fernandez wurde mir von einem der Fischer der in Salzlösung konservirte Panzer eines *Palinurus frontalis* zugestellt, welcher die Erscheinung des lateralen Hermaphroditismus in vorzüglicher Weise zur Anschauung bringt. Es handelt sich um ein erwachsenes Exemplar, das von der Stirn bis zum hinteren Saume der Schwanzflosse 34,5 cm misst und dessen Cephalothorax im Maximum 10 cm Breite hat. Seine linke Hälfte ist weiblich, seine rechte männlich. Dem entsprechend bemerken wir, wenn wir uns zunächst den am meisten ins Auge fallenden Bildungen zuwenden, auf der linken Seite am Innenrande der dritten Coxa die weibliche Geschlechtsöffnung. Die Vulva tritt der Größe des Thieres angemessen sehr stark hervor und erscheint mir sogar, mit freilich kleineren, geschlechtsreifen Weibchen verglichen, übernormal umfangreich. Ihr Innendurchmesser beträgt 4 mm. Das fünfte linke Bein endigt in die für das *Palinurus*-Weibchen charakteristische Scherenhand, welche durchaus normal gestaltet und überaus kräftig entwickelt ist. Die linke Unterseite des Abdomens bedecken die vier im weiblichen Geschlecht bei unserer Art als Doppeläste entwickelten Spaltbeine, weit auf die rechte Körperhälfte übergreifend. Auch bei keinem dieser Anhänge macht sich die geringste Besonderheit geltend. Sowohl ihr äußerer blattartiger als auch ihr innerer griffelförmiger Theil haben die gleiche Ausbildung wie beim regulären Weibchen erfahren und zeigen mit diesem verglichen keinerlei Reduktion.

Rechtsseitig finden wir durchaus männliche Charaktere. Hier

sehen wir die Geschlechtsöffnung am Innenrande des Hüftgliedes vom fünften Beine die für das Männchen typische Lage einnehmen. Sie

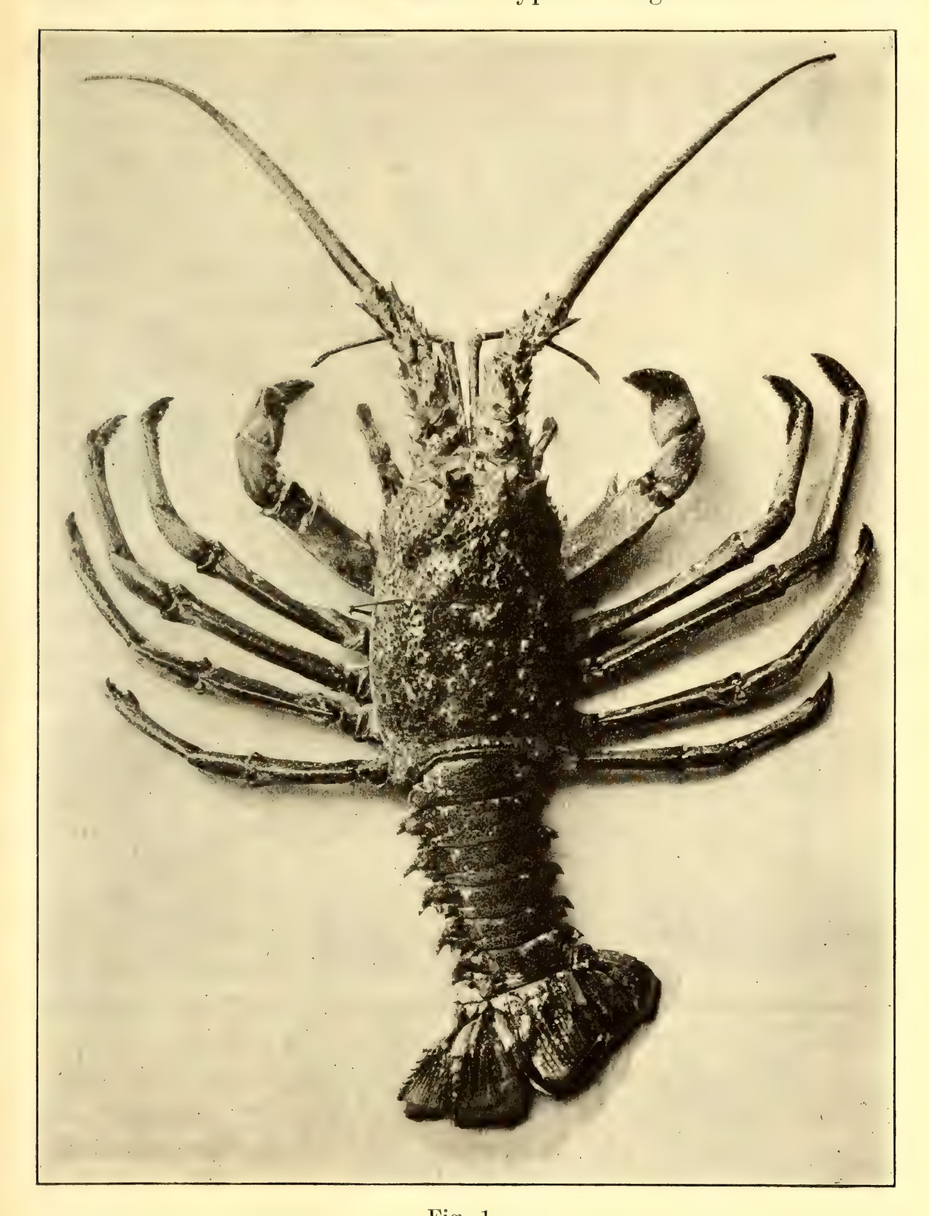


Fig. 1.

Fig. 1. *Palinurus frontalis* M.-E. Lateral-hermaphroditisches Individuum von oben gesehen.

zeigt die gleiche Ausbildung wie links. Das rechte fünfte Bein endigt mit einer einfachen Klaue. Den vier rechtsseitigen Spaltbeinen fehlt

der Innenast; der äußere stellt ein annähernd ovales, blattförmiges Glied vor, das sich ebenfalls in nichts von dem des Männchens unterscheidet.

Ein Blick auf den Rücken lässt ebenfalls sofort die Zusammensetzung aus zwei geschlechtlich verschiedenen Hälften erkennen. — Der Rückenpanzer des männlichen Abdomens ist verhältnismäßig schmäler und stärker gewölbt als beim Weibchen. Die seitlichen Dornen sind beim Männchen mehr nach unten gerichtet, beim Weibchen dagegen mehr nach der Seite hin. Außerdem sind die Dornen nebst den ihnen angrenzenden seitlichen Partien des Rückenpanzers im weiblichen Geschlecht wesentlich stärker ausgebildet als im männlichen. — Alle diese leicht kenntlichen sexuellen Differenzen machen sich bei unserem Zwitter ungemein auffallend geltend. Der steile Abfall der rechten Seite kontrastirt bedeutend mit dem sanften der linken; die rechten Dornen treten kaum hervor, wenn man die Augen auf die Mitte des Rückens richtet; ihr Größenunterschied ist enorm: es misst z. B. der linke Dorn des vierten Abdominalsegmentes 31,5 mm, der entsprechende rechte indess nur 21 mm.

Unser Fall von lateralem Hermaphroditismus bildet auch in sich eine Merkwürdigkeit, denn er ist als solcher kein normaler. Bekanntlich ist das Langostamännchen immer größer als das Weibchen. Dieser sexuelle Unterschied macht sich naturgemäß in entsprechender Weise bei den Fällen von lateralem Hermaphroditismus geltend, was namentlich lateralhermaphroditische Schmetterlinge beweisen. Wir sollten desshalb bei einem lateralhermaphroditischen *Palinurus* eine wesentlich stärkere Entwicklung der männlichen Hälfte erwarten. Bei unserem Zwitter ist das Umgekehrte der Fall. Die weibliche Hälfte ist nicht allein auffallend breiter, sondern sogar länger als die männliche. Die rechte Seite des Cephalothorax ist um fast 1 cm kürzer als die linke; noch bedeutender erweist sich die rechtsseitige Verkürzung des Abdomens. Wir sehen, dass die seitlichen Brustschilder der männlichen Hälfte wesentlich kleiner als die der weiblichen sind und bei dem mittleren Sternalschilde die linke Seite breiter als die rechte ist. In Folge dessen hat sich die Mittellinie wesentlich nach rechts verschoben und dem entsprechend auch jene Grube, welche sich normaler Weise genau in der Mitte zwischen dem vierten Paar der Brustschilder befindet. Das Thier zerfällt in zwei unsymmetrische Hälften, und das verschiedenartige Wachsthum der beiden Körperhälften hat dazu geführt, dass sich das Abdomen auffallend nach rechts krümmte.

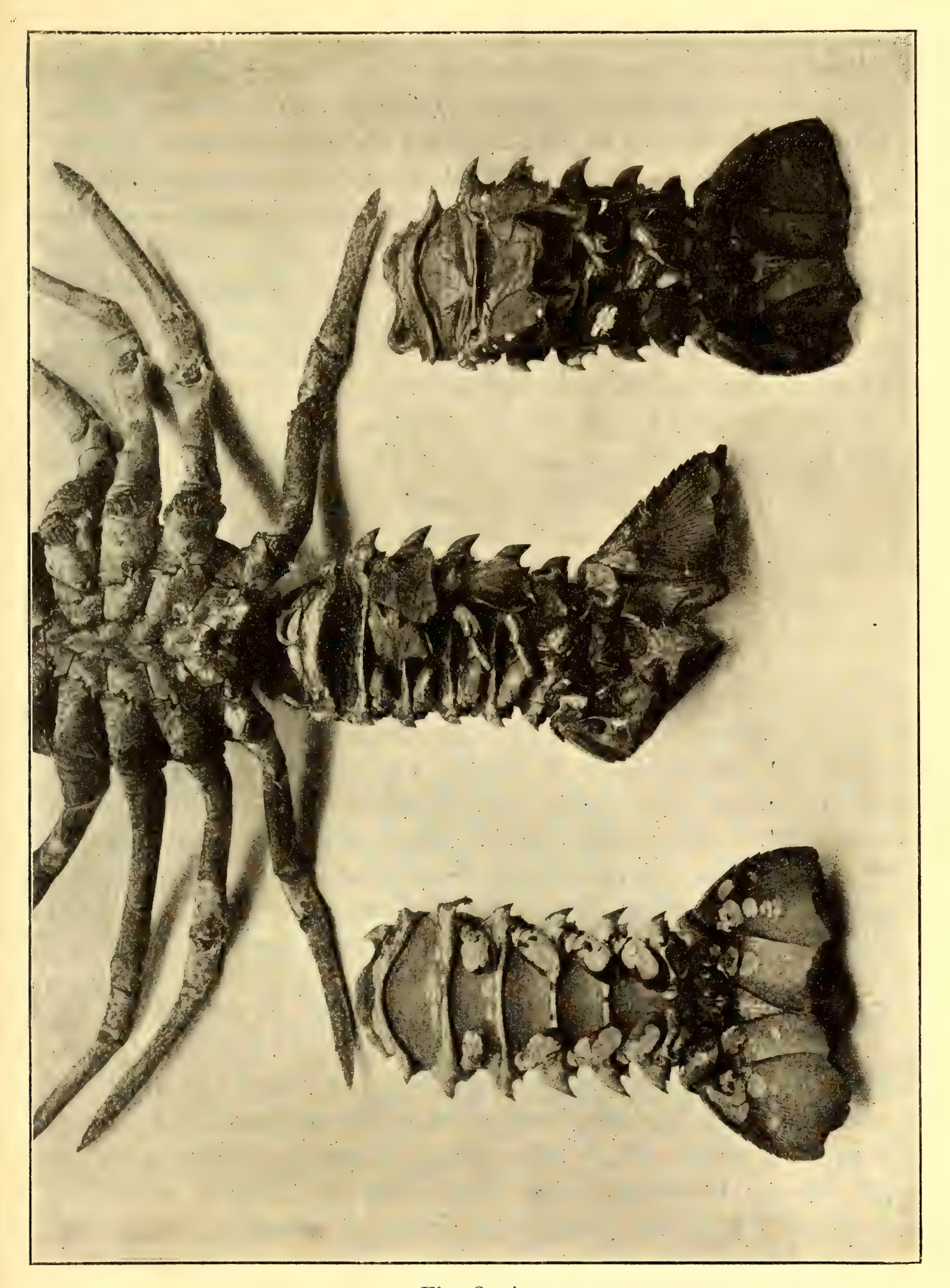


Fig. 2—4.
Fig. 2. *Palinurus frontalis* M. E. Brust und Abdomen von unten gesehen.
Fig. 3. Abdomen eines normalen Männchens von unten gesehen.
Fig. 4. Eben so Abdomen eines normalen Weibchens.

Die Asymmetrie beider Körperhälften wird noch dadurch auffallend vermehrt, dass auch die meisten der Anhänge links und rechts eine verschiedene Größe besitzen. Indessen verhalten sie sich nicht übereinstimmend. Ob in der Länge der ersten Antennen ein geringer Unterschied besteht, vermag ich nicht zu sagen, da ihre Spitzen fehlen, bei den basalen Gliedern aber tritt ein Unterschied nicht hervor. Dagegen sind die inneren Fühler der männlichen Seite ein wenig länger und stärker als die der weiblichen. Im Gegensatz hierzu sind die Mundwerkzeuge der weiblichen Hälfte unterschiedslos größer und stärker als auf der männlichen. Am auffälligsten ist die Differenz zwischen dem letzten Paar der Kieferfüße. Der linke ist nämlich 127 mm lang, der rechte aber nur 104 mm.

Die fünf Paar Brustbeine ergeben folgende Messungen:

	♂ Hälfte	♀ Hälfte
1. Paar	239 mm	231 mm
2. »	264 »	262 »
3. »	304 »	290 »
4. »	262 »	258 »
5. »	193 »	204 »

Im Allgemeinen übertreffen die Extremitäten der männlichen Hälfte die der weiblichen an Länge, nur beim letzten Paar fand in der weiblichen ein stärkeres Längenwachsthum statt. Mit Ausnahme dieser Extremität, welche links auch wesentlich stärker ist, und der ersten, die auf der männlichen Seite nicht allein länger, sondern auch kräftiger entwickelt sich vorfindet, sind die übrigen jederseits ziemlich gleich dick. Die geringe Entwicklung, welche die vorderen vier Brustbeine links erfahren haben, und die mit dem sonstigen Zurückbleiben dieser Hälfte nicht harmonirt, erklärt sich leicht. Die Beine sind bei dem *Palinurus*-Männchen länger und stärker als beim Weibchen und der Unterschied zwischen männlicher und weiblicher Hälfte müsste bei unserem Zwitter viel größer zu Gunsten der ersteren sein, wenn unser Exemplar einen Fall von normalem lateralen Hermaphroditismus veranschaulichte. Namentlich die Differenz, welche bei den verschiedenen Geschlechtern in der Entwicklung des ersten Beinpaares herrscht, ist in unserem Individuum kraft der bedeutenderen Entwicklung der weiblichen Hälfte wesentlich ausgeglichen. Übrigens erkennt man das linke erste Bein als weibliches sofort an der viel schwächeren Entwicklung der Dornen. Ein räthselhaftes Curiosum bleibt die stärkere Entwicklung des fünften Beines weiblicherseits,

denn dasselbe ist beim normalen Weibchen, trotz der besonderen Gestaltung seines Fußes, nicht größer als beim Männchen.

Die Schwanzflosse erweist sich bei unserem Hermaphroditen auf der weiblichen Seite auffallend breiter und länger als auf der männlichen. Die verschiedenartige Ausbildung hat sogar das mittlere Blatt derselben ergriffen, das in Folge dessen völlig unsymmetrisch geformt ist. Von der Medianlinie, welche durch eine Reihe von Dornen sich kennzeichnet, beträgt der Abstand bis zu ihrem linken Saume 21 mm, bis zum rechten hingegen 18,5 mm.

Wenn man sich auf den Standpunkt stellt, dass der laterale Hermaphroditismus durch eine Nachbefruchtung des in zwei Furchungszellen getheilten Eies zu erklären ist, muss man in unserem Falle annehmen, dass die erste Befruchtung unser Individuum weiblich machte und die Nachbefruchtung der rechten Furchungszelle zur Entwicklung einer rechten männlichen Hälfte führte. Ich halte das weibliche Geschlecht desshalb bei unserem Individuum für das ursprüngliche, weil es das wesentlich stärker hervortretende ist.

R. Ortmann[1] vereinigt *Palinurus frontalis* M.-E. mit *Palinurus lalandii* Lmk. als *Jasus lalandii* (Lmk.) und nennt als Verbreitungsgebiete: Tafelbai, Cap der guten Hoffnung, Chile, Juan Fernandez, Nightingale Isl., Tristan da Cunha, St. Paul im südl. ind. Ocean, Tasmanien, Neuseeland. Die Angabe, dass *Jasus lalandii* die Küsten Chiles bewohnt, stützt sich auf M. Milne Edwards, der für *Palinurus frontalis* Chile als Heimat anführt. Indessen ist das irrthümlich. *Palinurus frontalis* bleibt der gesammten Küste Chiles fern. Er hat Juan Fernandez, St. Felix und St. Ambrosius besiedelt und soll sich auch bei den Osterinseln finden, aber es dürfte fraglich sein, ob hier nicht bereits Formen mit *lalandii*-Charakteren leben. Es sind seit Jahrzehnten Versuche gemacht worden, *Palinurus frontalis* von Juan Fernandez an die chilenische Küste in die Nähe von Valparaiso zu verpflanzen, indessen lauten die Aussagen über den Erfolg sehr widersprechend.

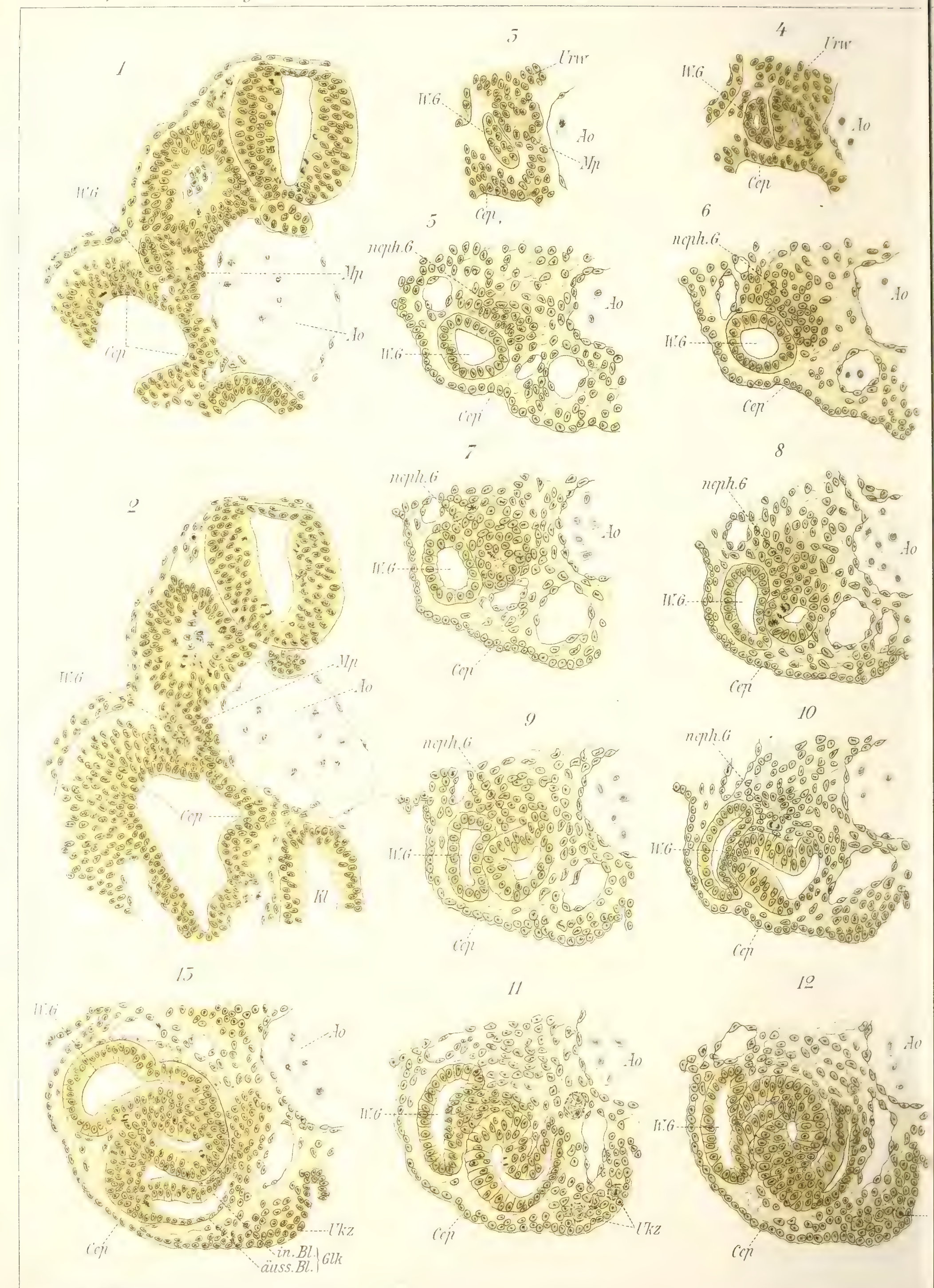
Santiago (Chile), im September 1901.

[1] Zool. Jahrb. Syst. Abth. Bd. VI. p. 16—18.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





Verlag von Wilh.



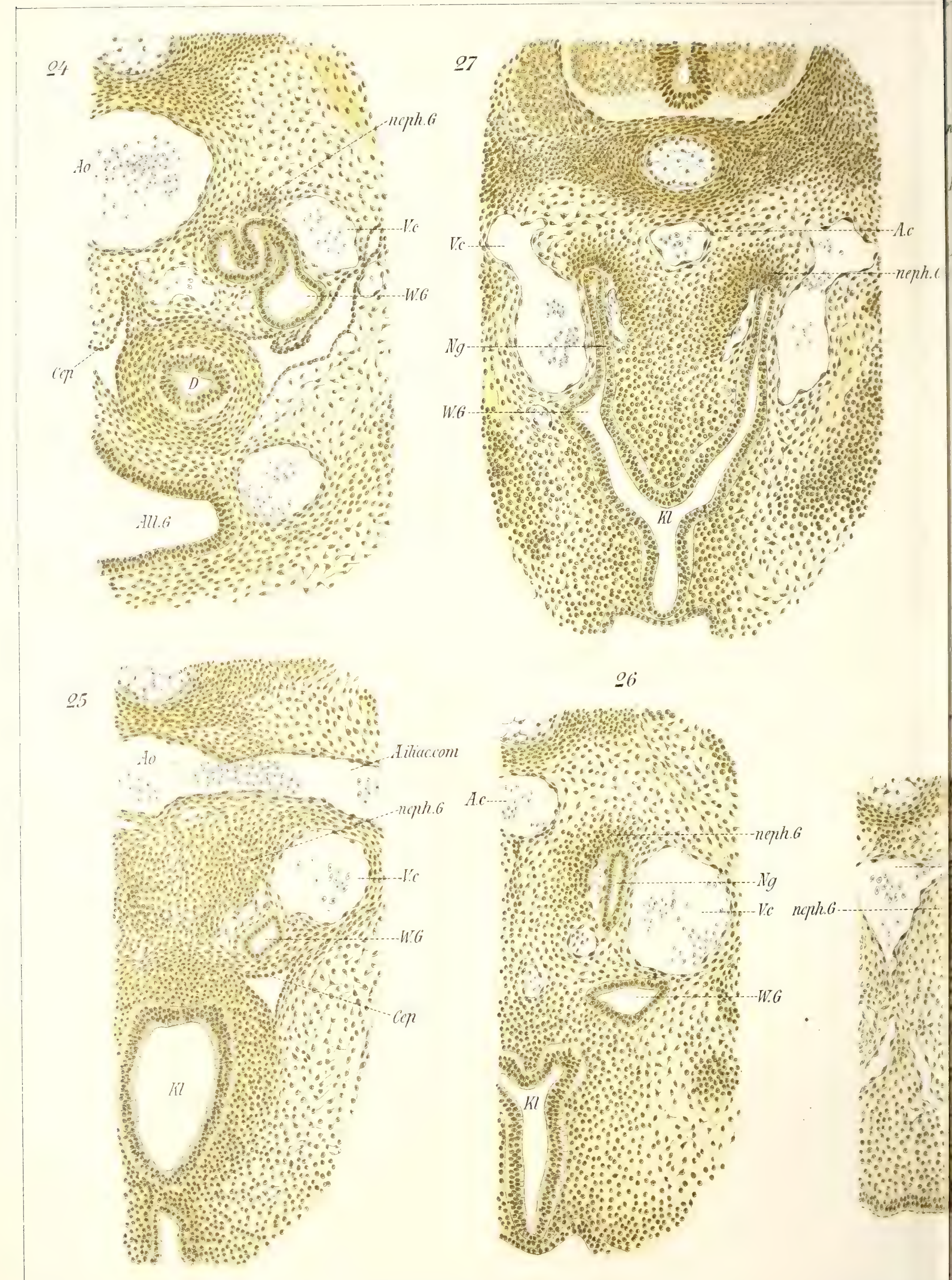
Engelmann, Leipzig.




1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
neph G
Cep
WG
Ao
Mp
Urw
Hka
Nga
Ng
Ukz






24
neph.G
Ao
V.c
W.G
Cep
D
All.G
27
A.c
V.c
neph.G
Ng
W.G
Kl
25
Ao
A.iliac.com
neph.G
V.c
W.G
Cep
Kl
26
A.c
neph.G
Ng
V.c
W.G
Kl
neph.G


29
A.c
neph.G
Hka
Nga
U
Kl
31
D
Urnk
Hka
W.G
Nga
30
neph.G
Ng.
Hka
A.c
Cep
Urnk
W.G
M.G
A.c
Ng

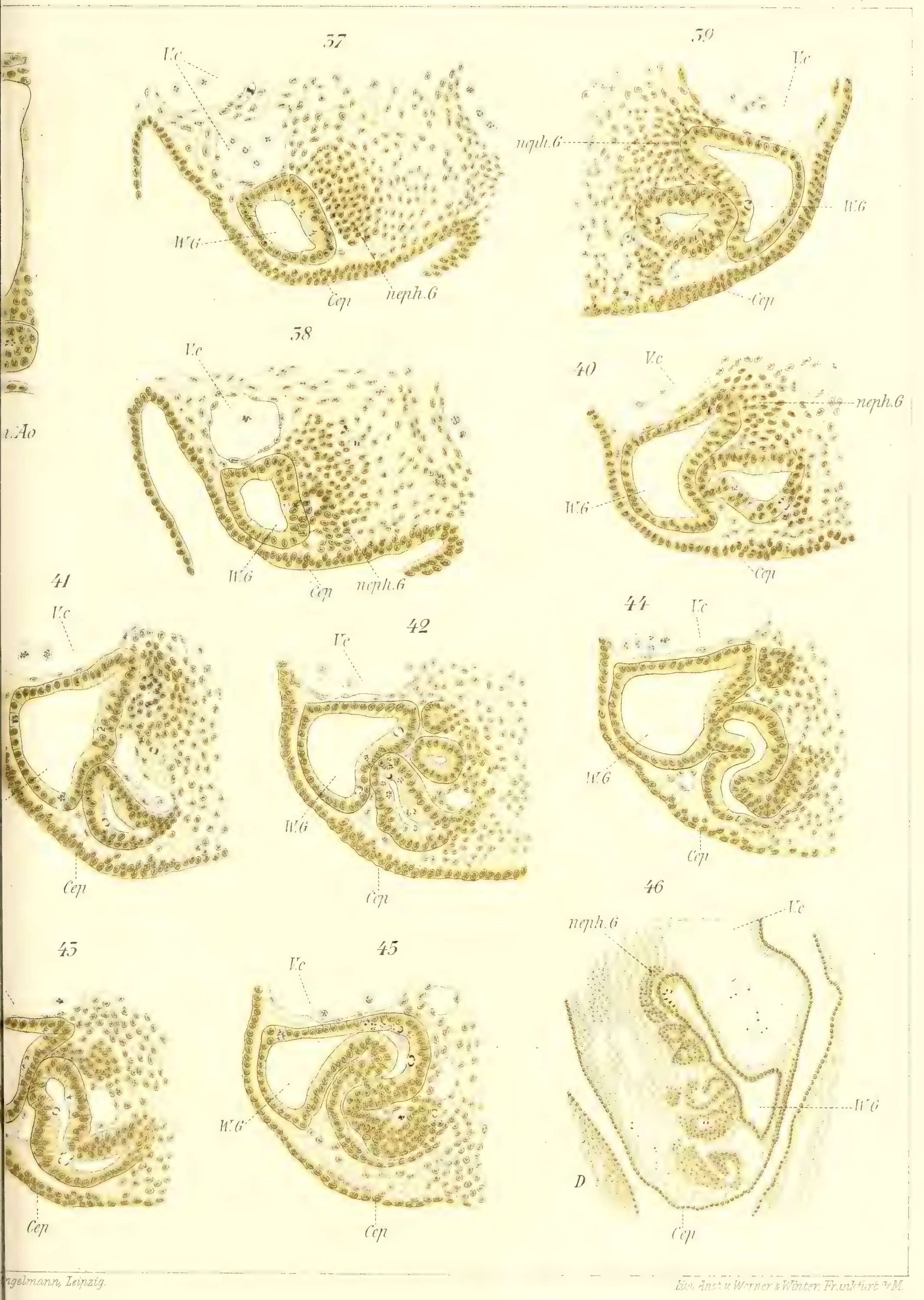



24
neph 6
Ao
Vc
W.G
Cep
D
All 6
27
Vc
Ac
neph. 6
Ng
W.G
Kl
29
Ac
neph 6
Hka
Nga
Kl
31
D
Urnk
Hka
WG
Nga
25
Ao
A iliac com
neph 6
Vc
W.G
Cep
Kl
26
A.c
neph 6
Ng
Vc
W.G
Kl
28
Ac
neph. 6
Ng
30
neph 6
Ng
Hka
Ac
Cep
Urnk
W.G
M.G



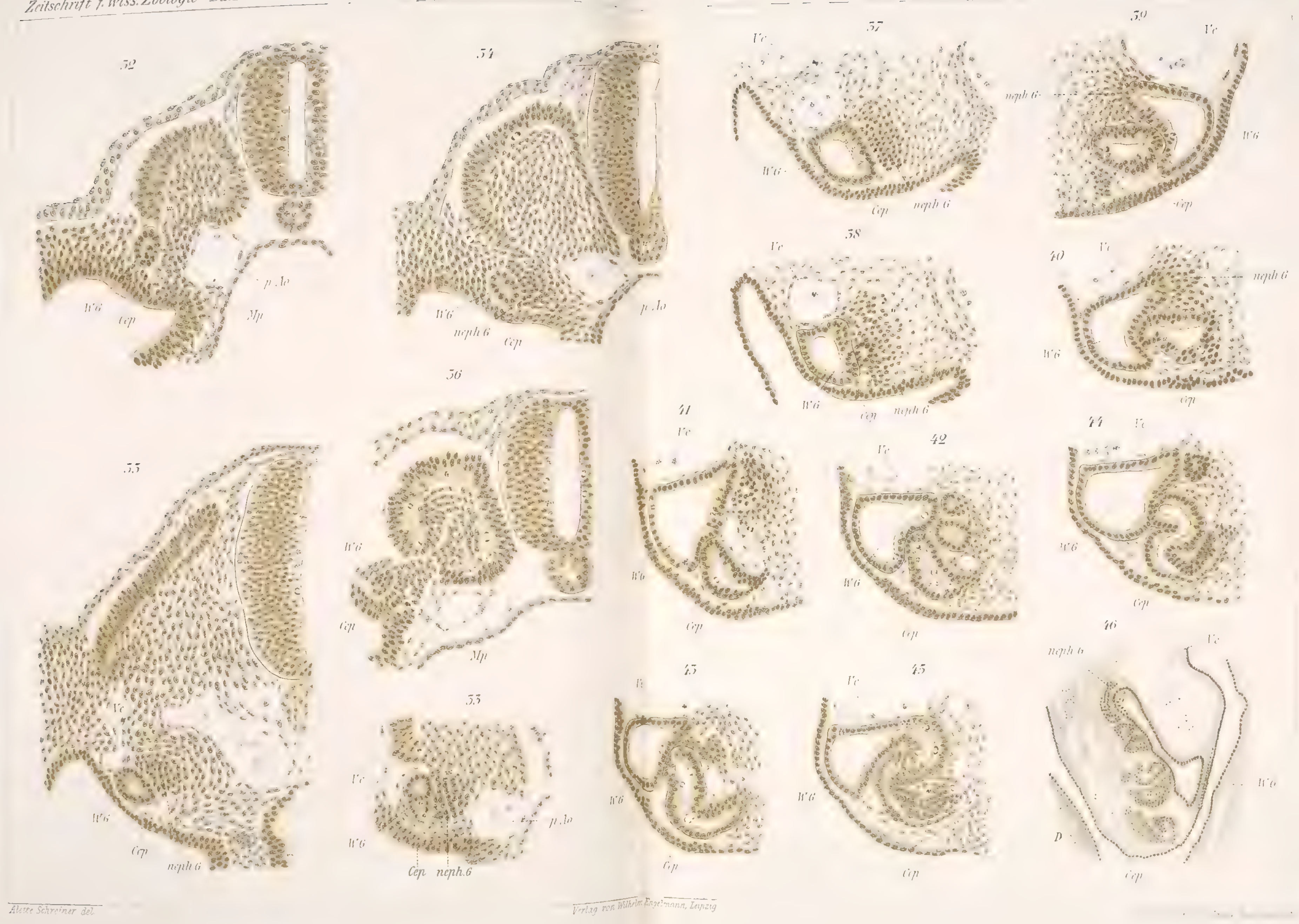



32
34
W.G
Cep
p.Ao
Mp
neph.G
36
35
Vc
33
V.c
W.G
p.Ao
Cep
neph.G



ngelmann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



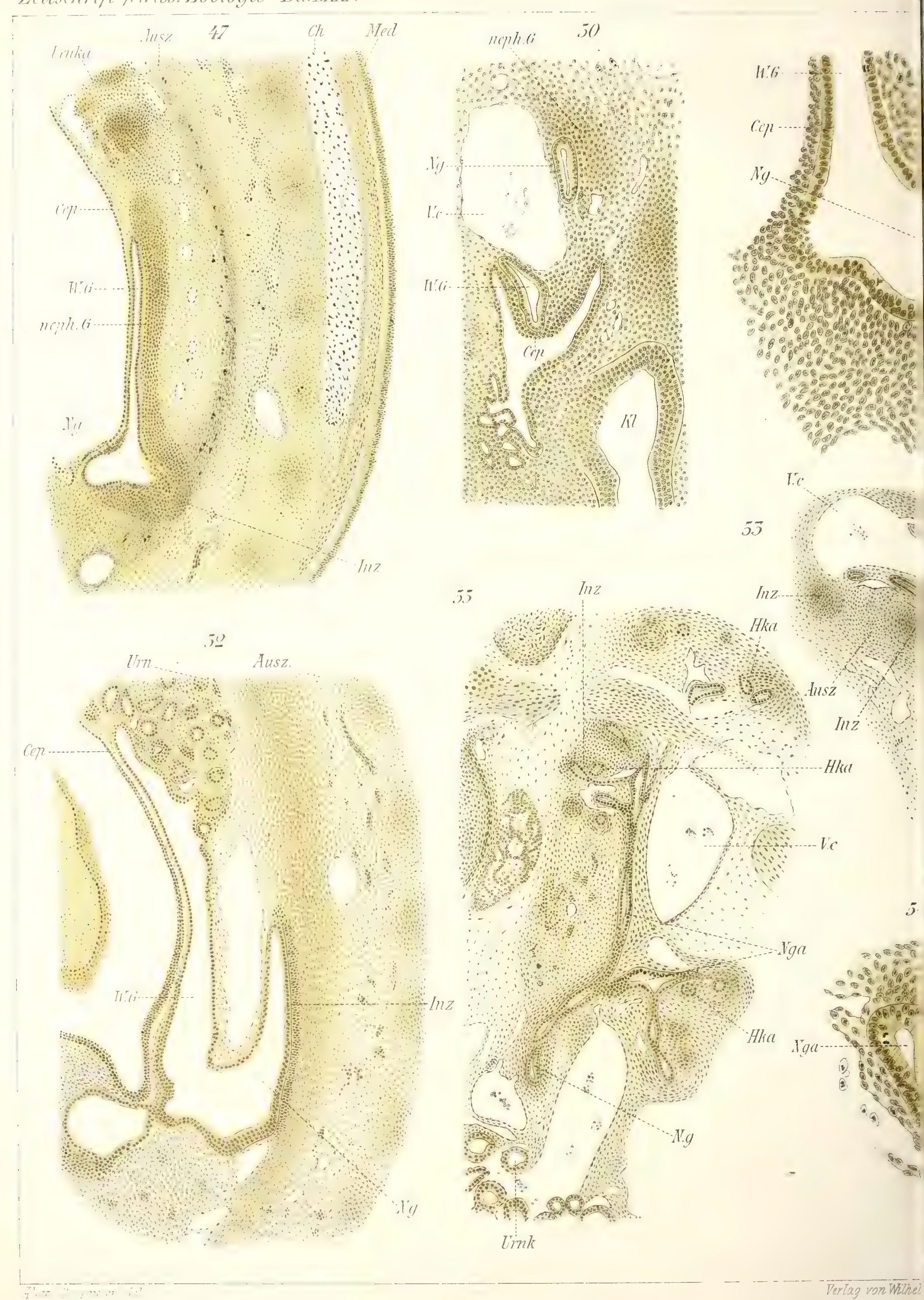


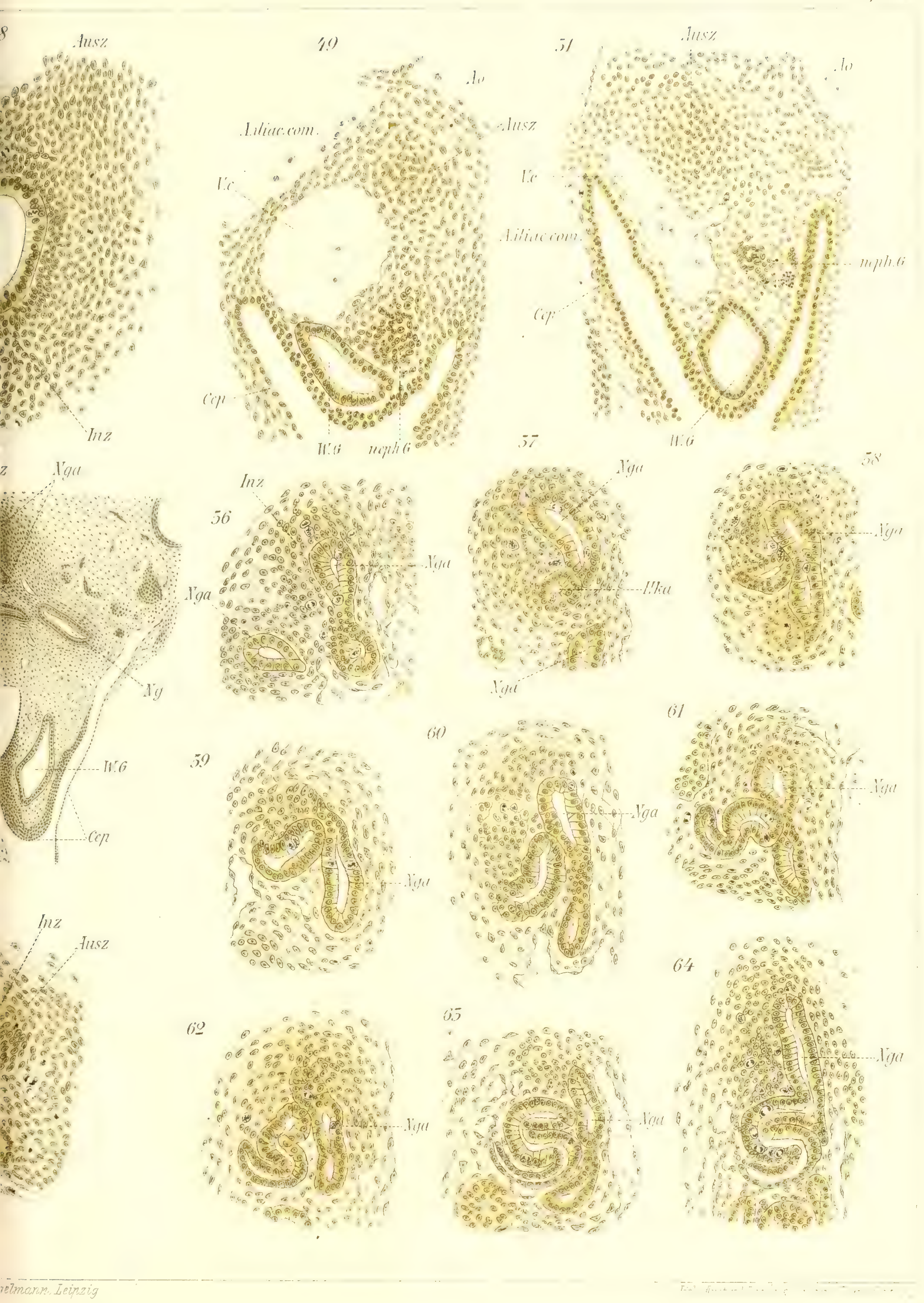
Aleite Schreiner del.

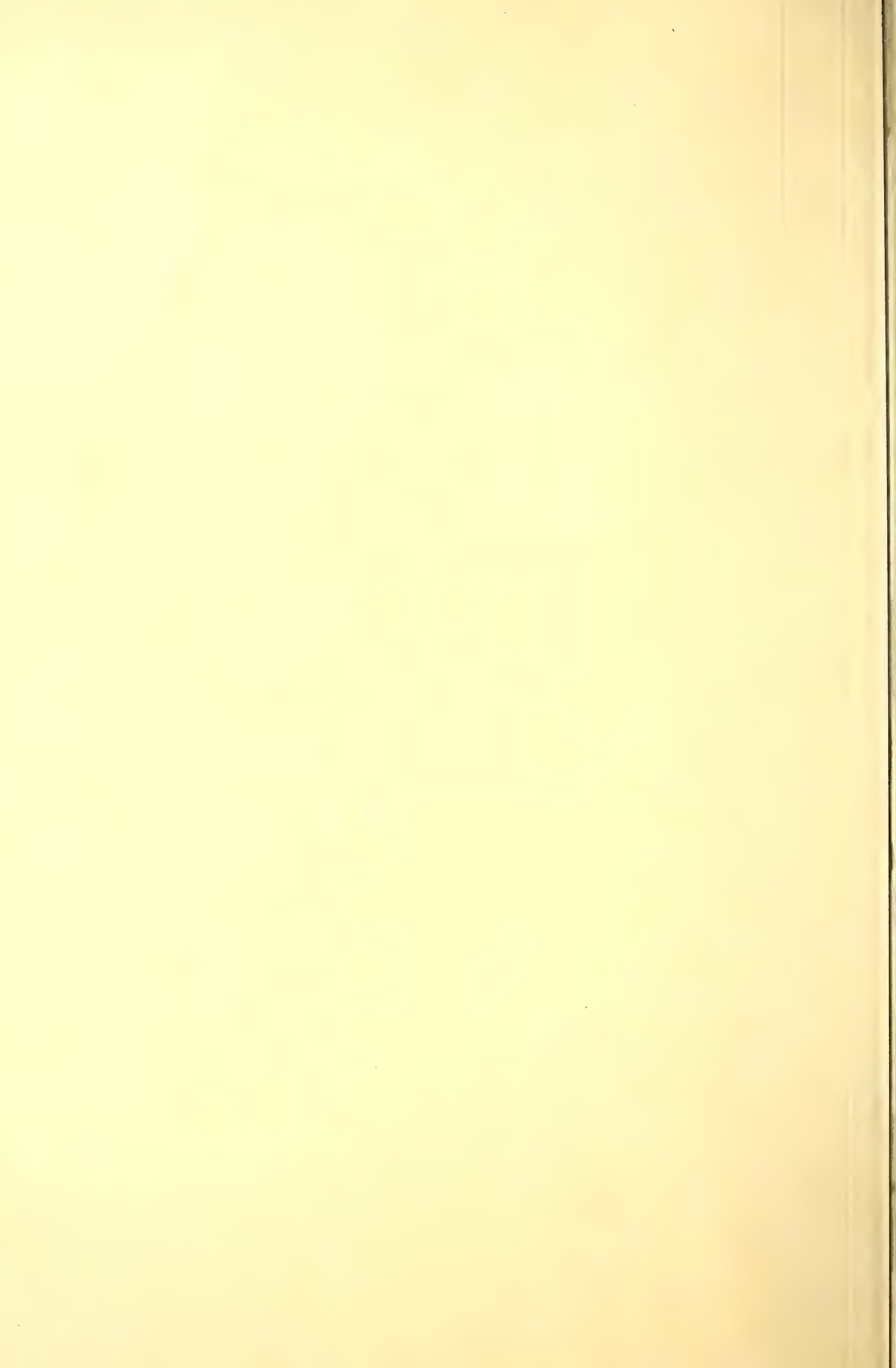
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig






47
Urnka
Ausz
Ch
Med
Cep
W.G
neph.G
Ng
Inz
30
neph.G
Ng
Vc
W.G
Cep
Kl
W.G
Cep
Ng
Vc
53
Inz
Hka
Ausz
Inz
52
Urn
Ausz.
Cep
W.G
Inz
Ng
55
Inz
Hka
Hka
Vc
Nga
Hka
Ng
Urnk
Nga

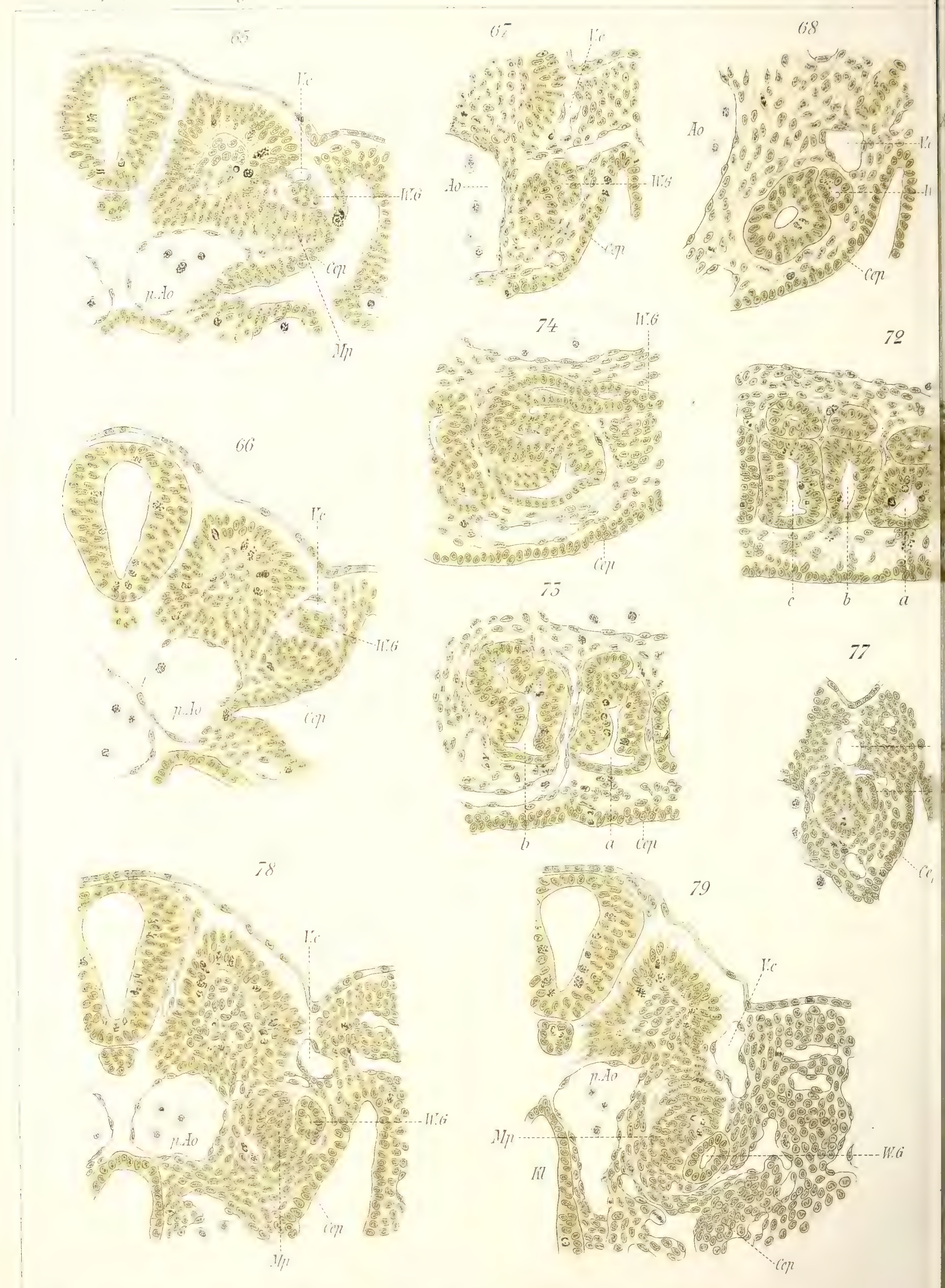

Ausz
Inz
49
Ao
A.iliac.com.
Ausz
V.c.
Cep
W.G
neph.G
51
Ausz
Ao
V.c
A.iliac.com.
neph.G
Cep
W.G
Nga
Ng
W.G
Cep
Inz
56
Nga
Nga
57
Nga
Wka
Nga
58
Nga
59
Nga
60
Nga
61
Nga
Inz
Ausz
62
Nga
63
Nga
64
Nga









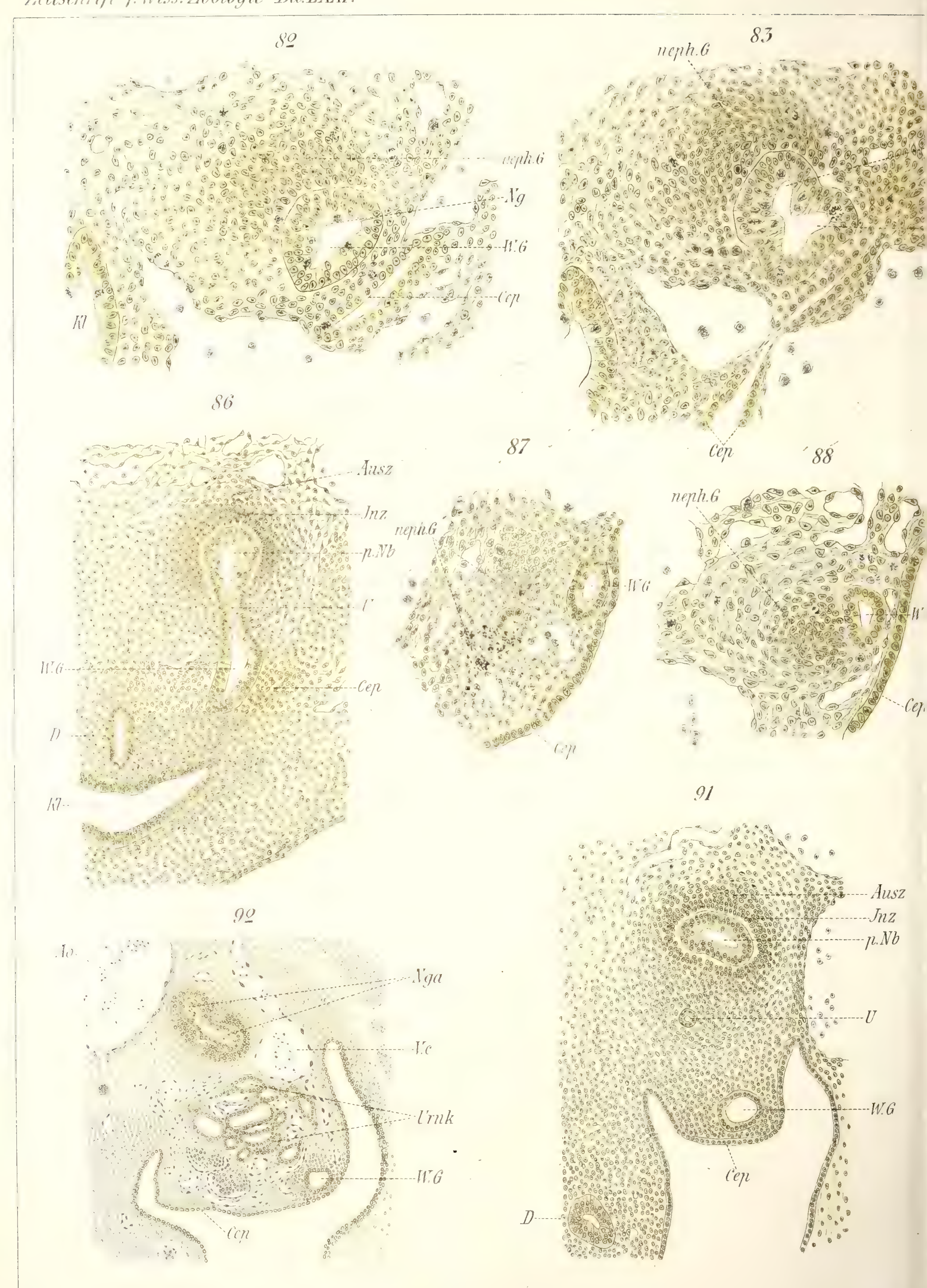

65
66
67
68
72
73
74
77
78
79
Vc
W.G
Cep
Mp
p.Ao
Ao
Kl
a
b
c


69
W.G
Cep
70
Vc
Ao
W.G
Cep
71
Vc
W.G
Cep
W.G
Cep
75
Ao
Vc
W.G
Cep
76
Vc
Ao
W.G
Cep
80
p.Ao
W.G
neph.G
Cep
81
Kl








82
neph.G
Ng
W.G
Cep
Kl
83
neph.G
Cep
86
Ausz
Jnz
p.Nb
U
W.G
Cep
D
Kl
87
neph.G
W.G
Cep
88
neph.G
W
Cep
91
Ausz
Jnz
p.Nb
U
W.G
Cep
D
92
Ao
Nga
Vc
Urnk
W.G
Cep



...mann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



82
neph G, Ng, WG, Cep, Kl

83
neph G, Ng, WG, Cep

84
neph G, Ng, WG

85
Ausz, Inz, Cep, D, Kl

86
Ausz, Inz, p Nb, U, Wa, Cep, D, Kl

87
neph G, WG, Cep

88
neph G, WG, Cep

89
WG, Urnka, Cep, a, b, neph G, WG

90
Ausz, Inz, p Nb, U, WG, Cep, D, Kl

91
Ausz, Inz, p Nb, U, WG, Cep, D

92
Nga, Vc, Urnk, WG, Cep

Alexe Schreiner lit.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.






93
5
Cep
5
2
Jnz
Nga
1
Urnk
Nb
4
D
Nga



elmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ª/M.



93

95

94

96

97

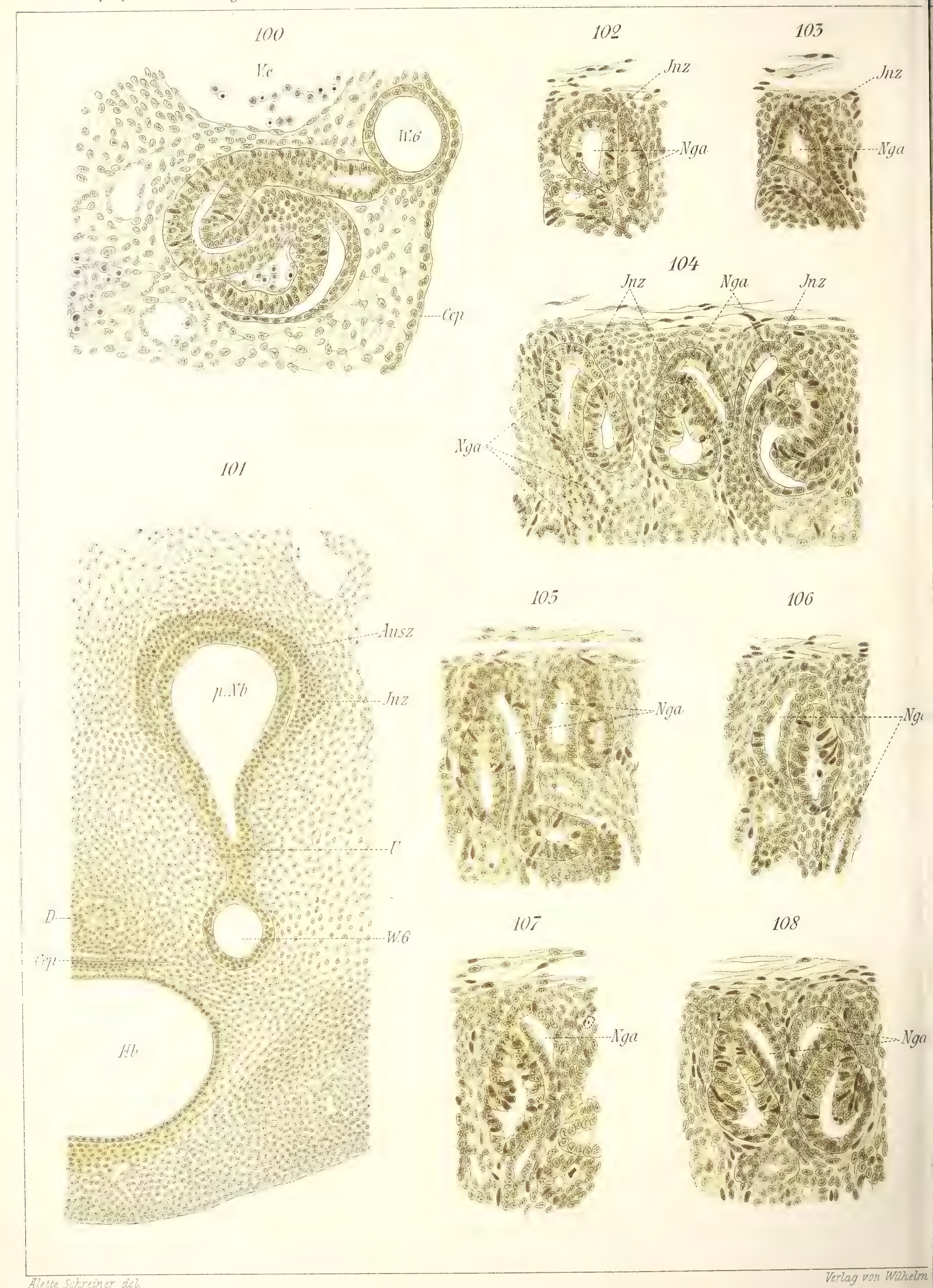
98

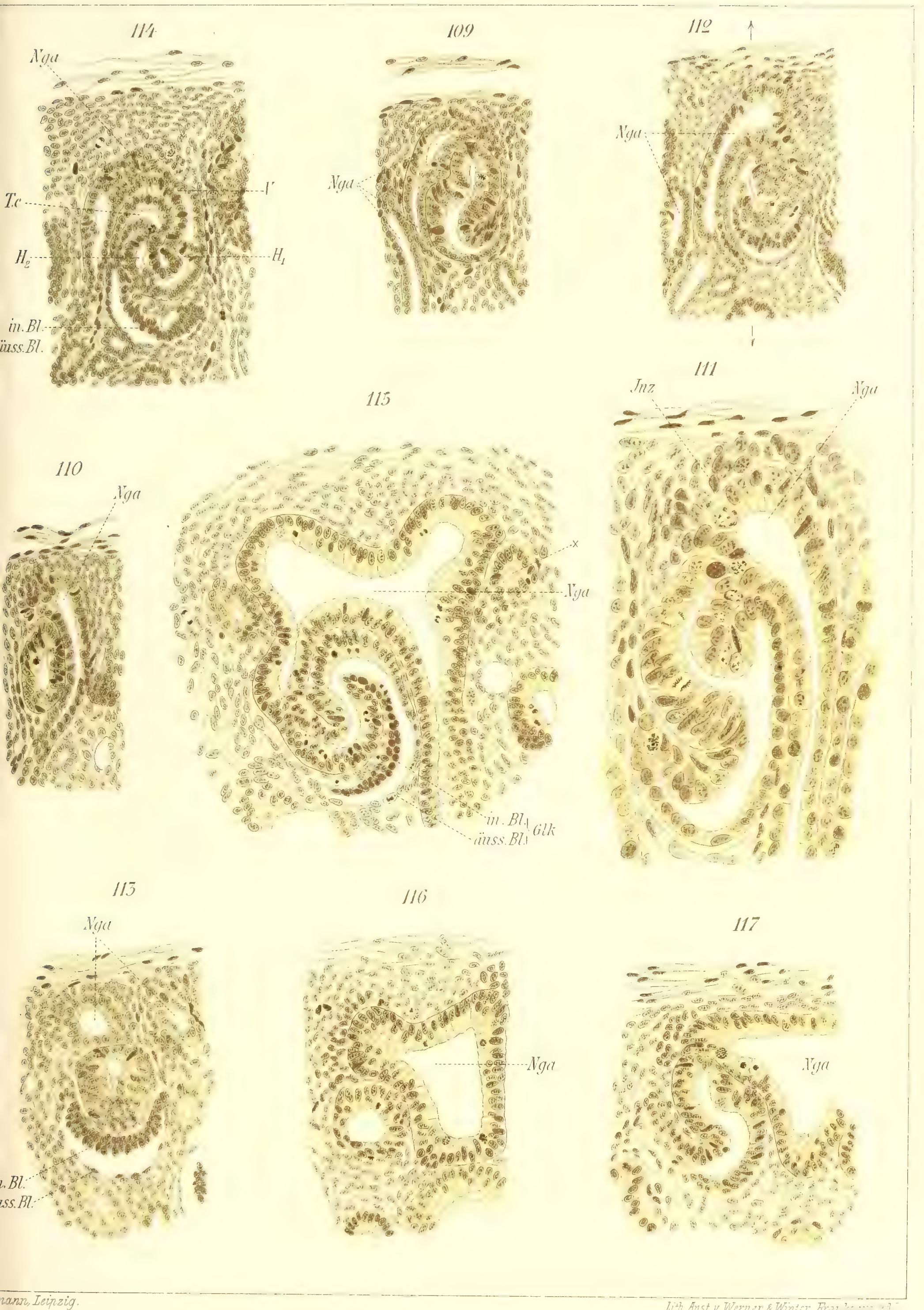
99

Ao Nb Nga Ausz Jnz V Vi D Cep WG Aumb AllG pNb Unk






100
Vc
W.G
Cep
101
Ausz
p.Nb
Jnz
U
D
Cep
W.G
Hb
102
Jnz
Nga
103
Jnz
Nga
104
Jnz
Nga
Jnz
Nga
105
Nga
106
Nga
107
Nga
108
Nga



...mann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.



100 Ve Wö cp

101 Ausz p Nb Jnz V D cp Wo Hb

102 Jnz Nga

103 Jnz Nga

104 Jnz Nga Jnz Nga

105 Nga

106 Nga

107 Nga

108 Nga

109 Nga

110 Nga

111 Jnz Nga

112 Nga

113 Nga m Bl Glk auss Bl

114 Nga V Te H H₁ m Bl Glk auss Bl

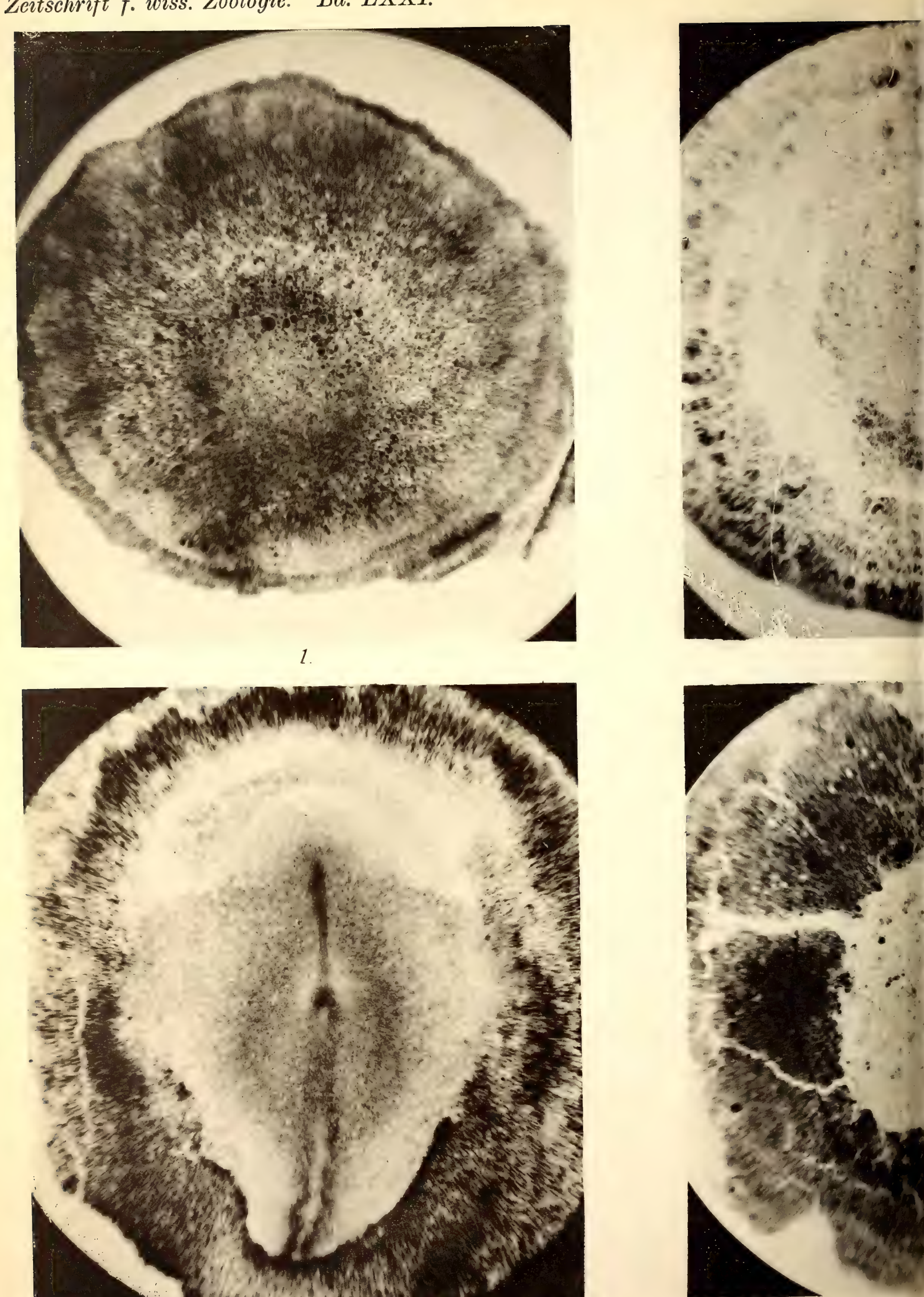
115 Nga m Bl Glk auss Bl

116 Nga

117 Nga





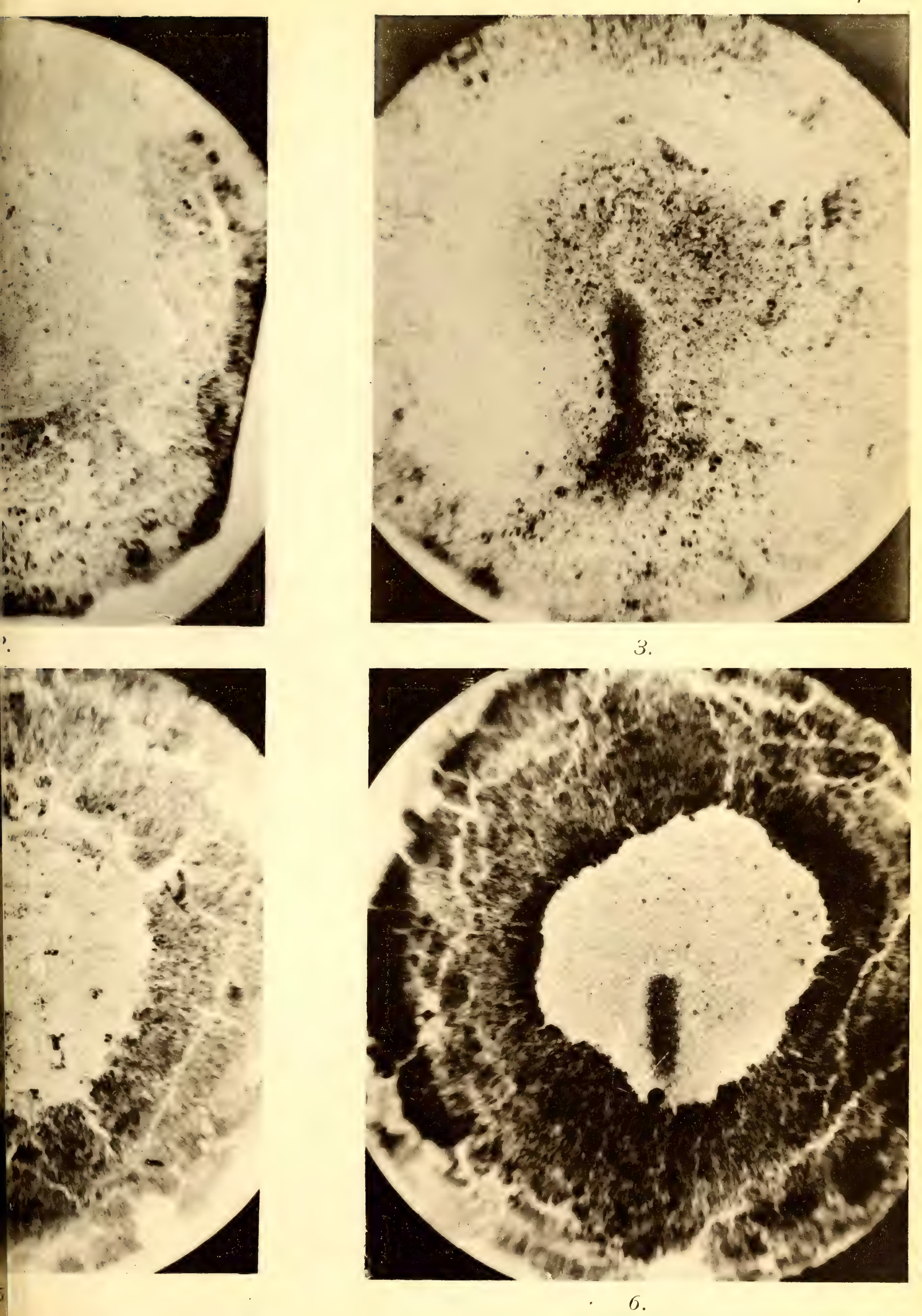


1.

4.

Photogr. d. Zootom. Labor. d. Univers. Warschau.

Verlag v. W



).

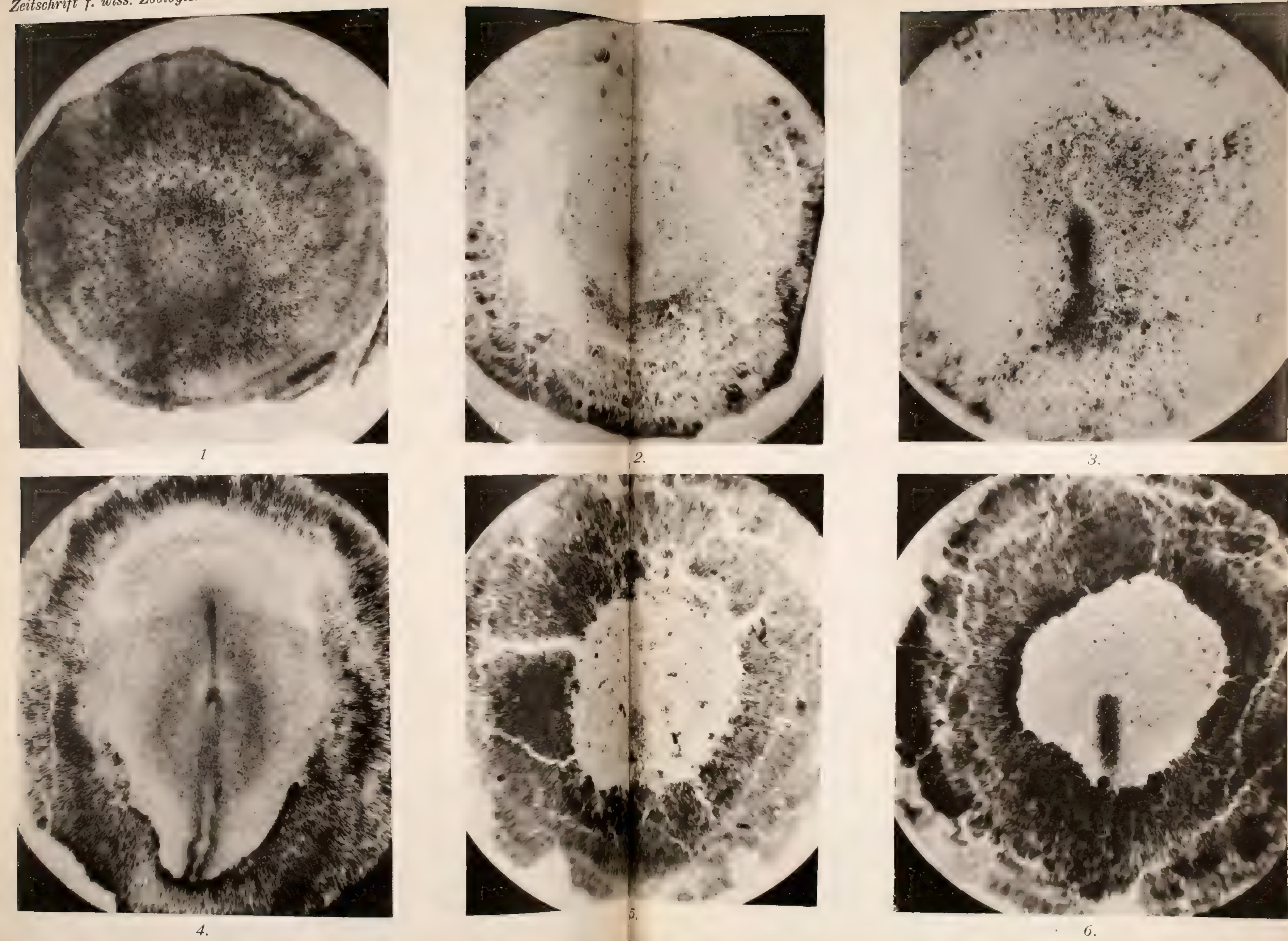
3.

6.

Engelmann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

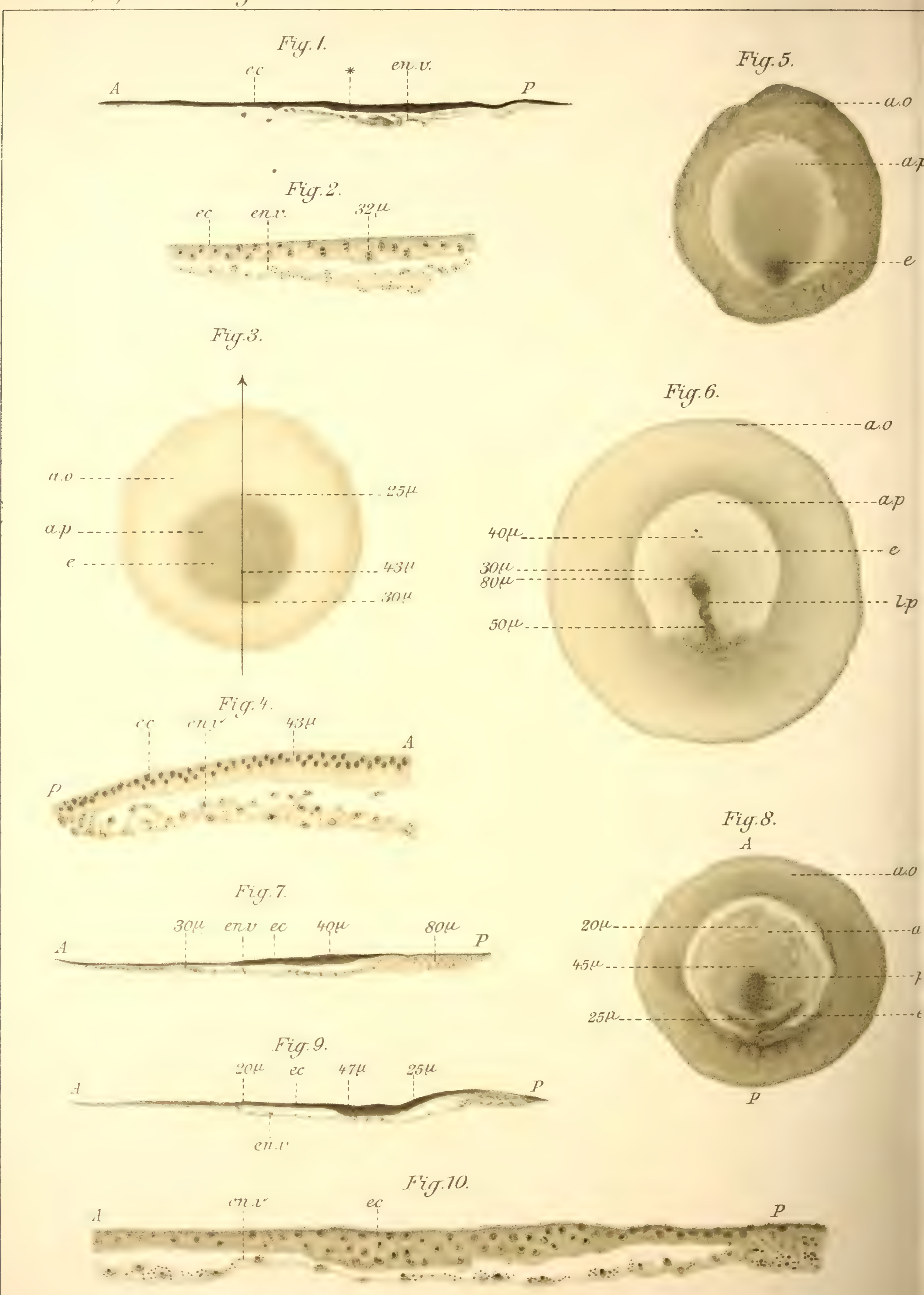




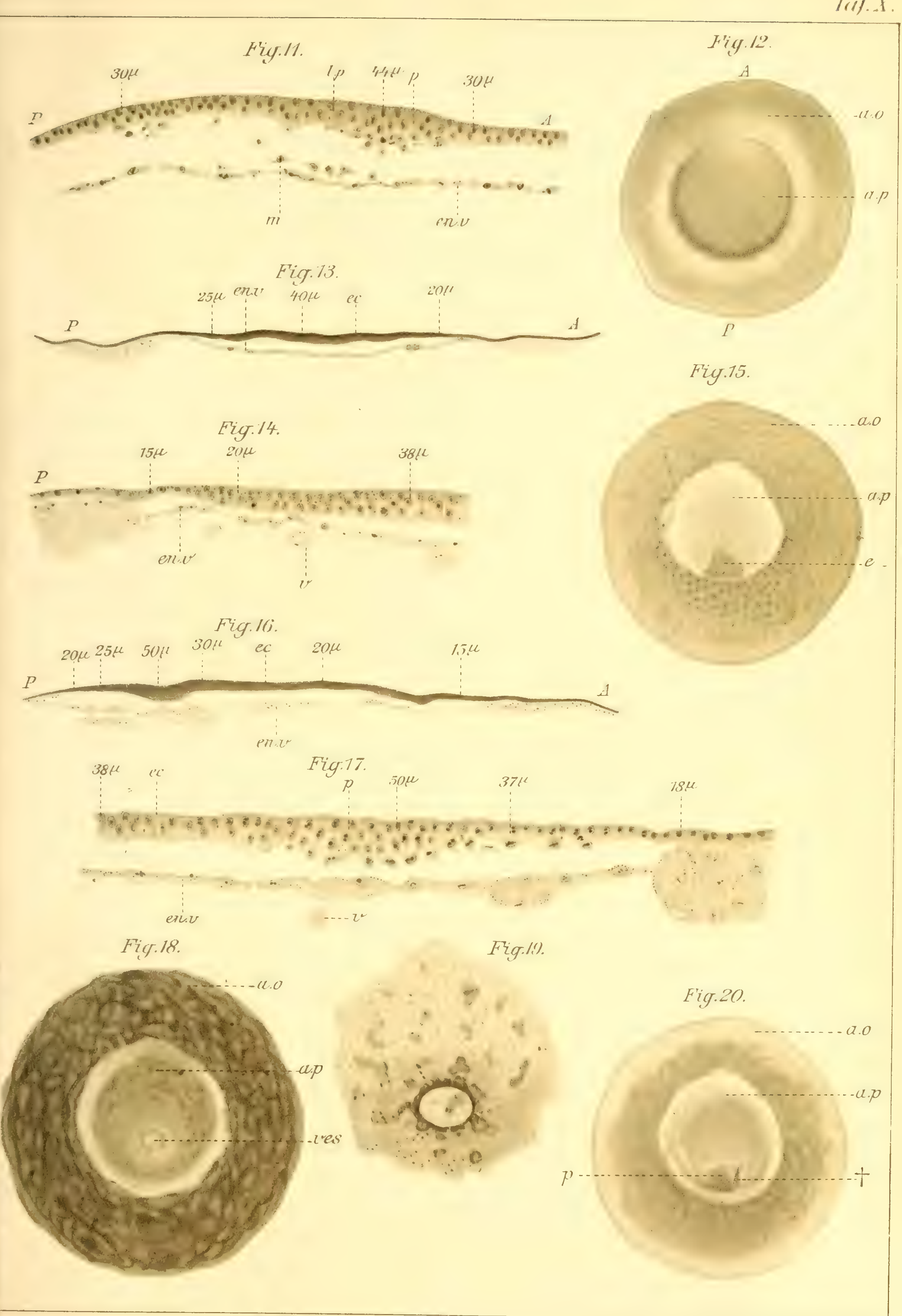
Photogr. d. Zootom. Labor. d. Univers. Warschau.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.





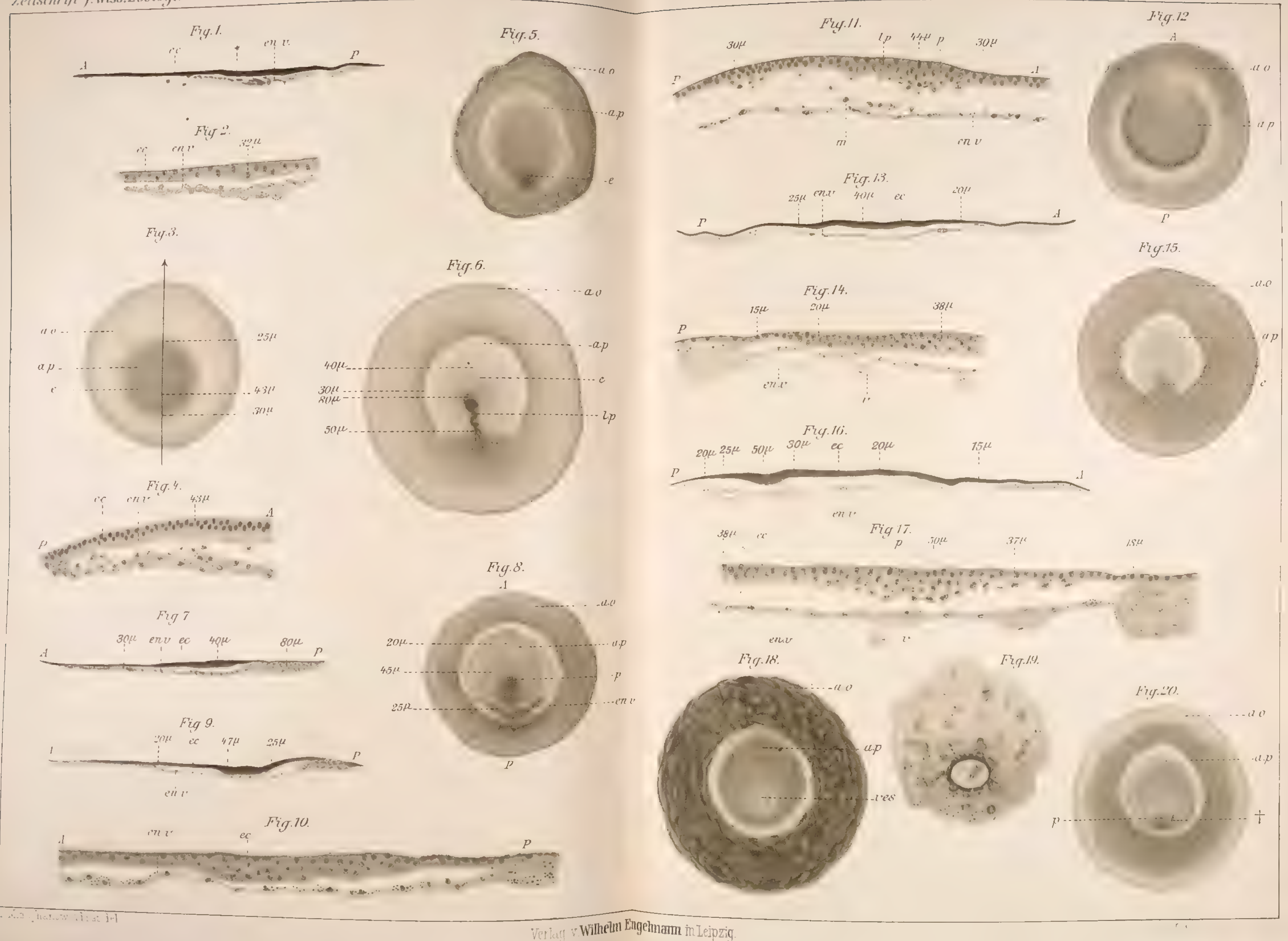


Verlag v. Wilhelm



…elmann in Leipzig.

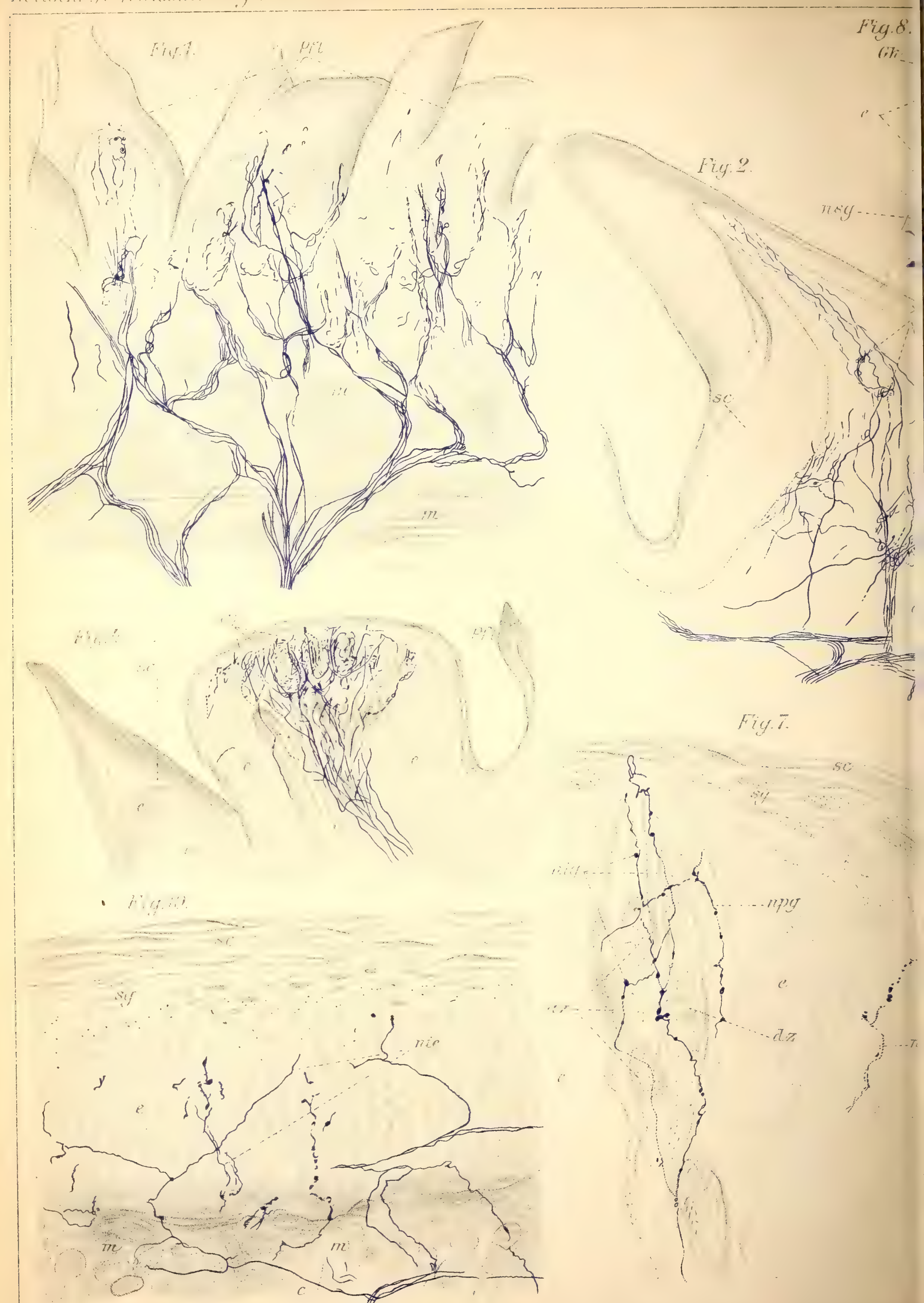


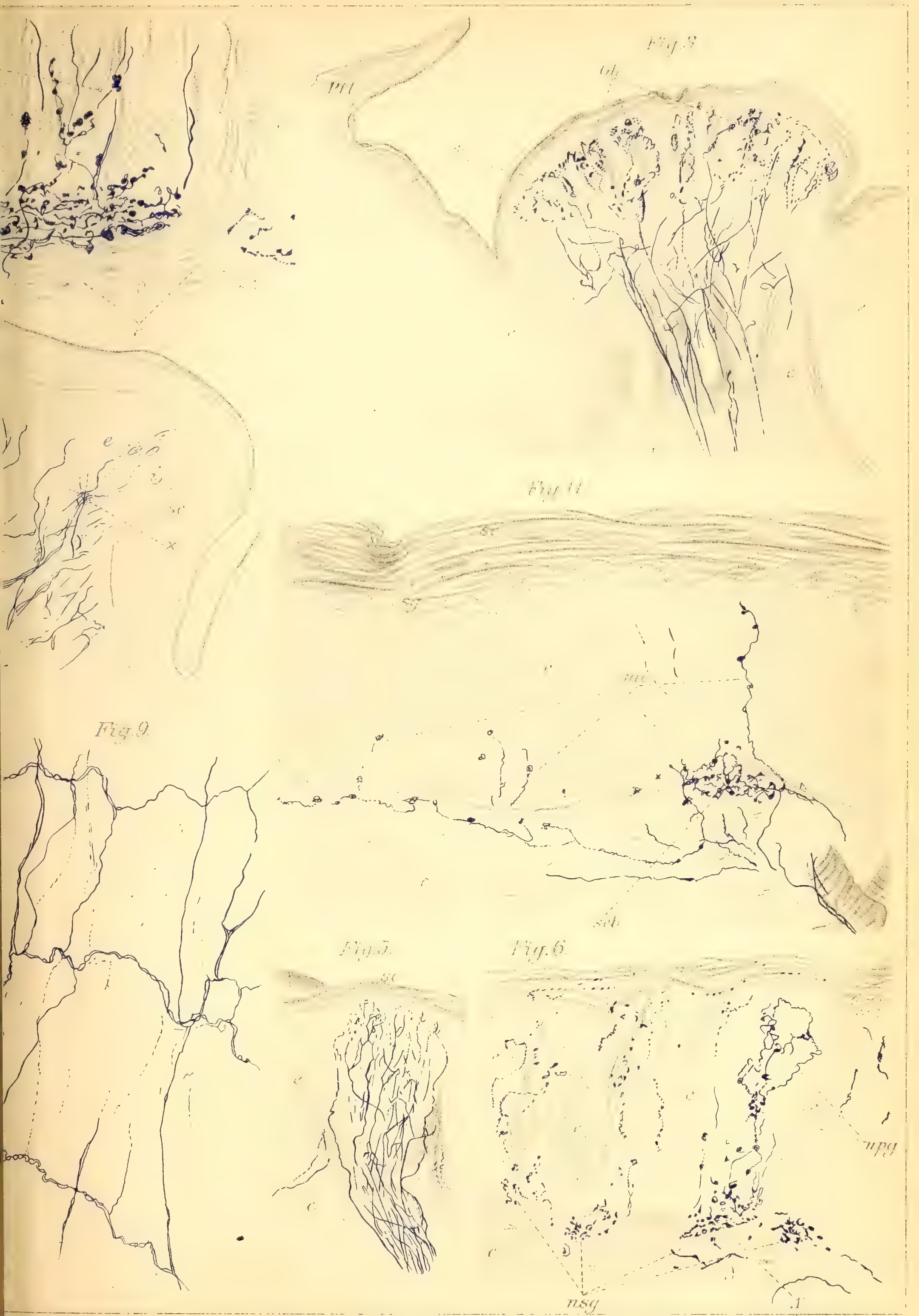


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.



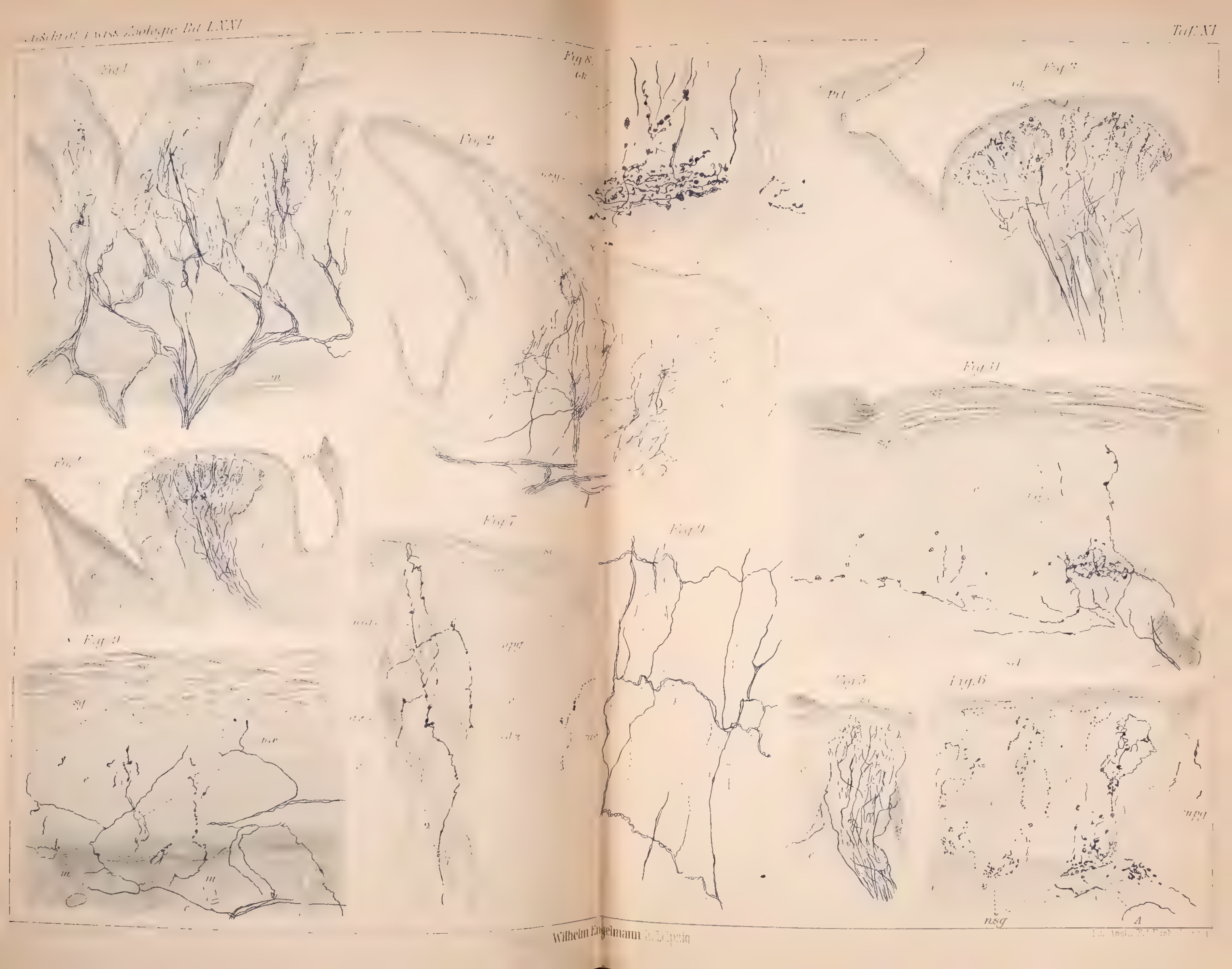






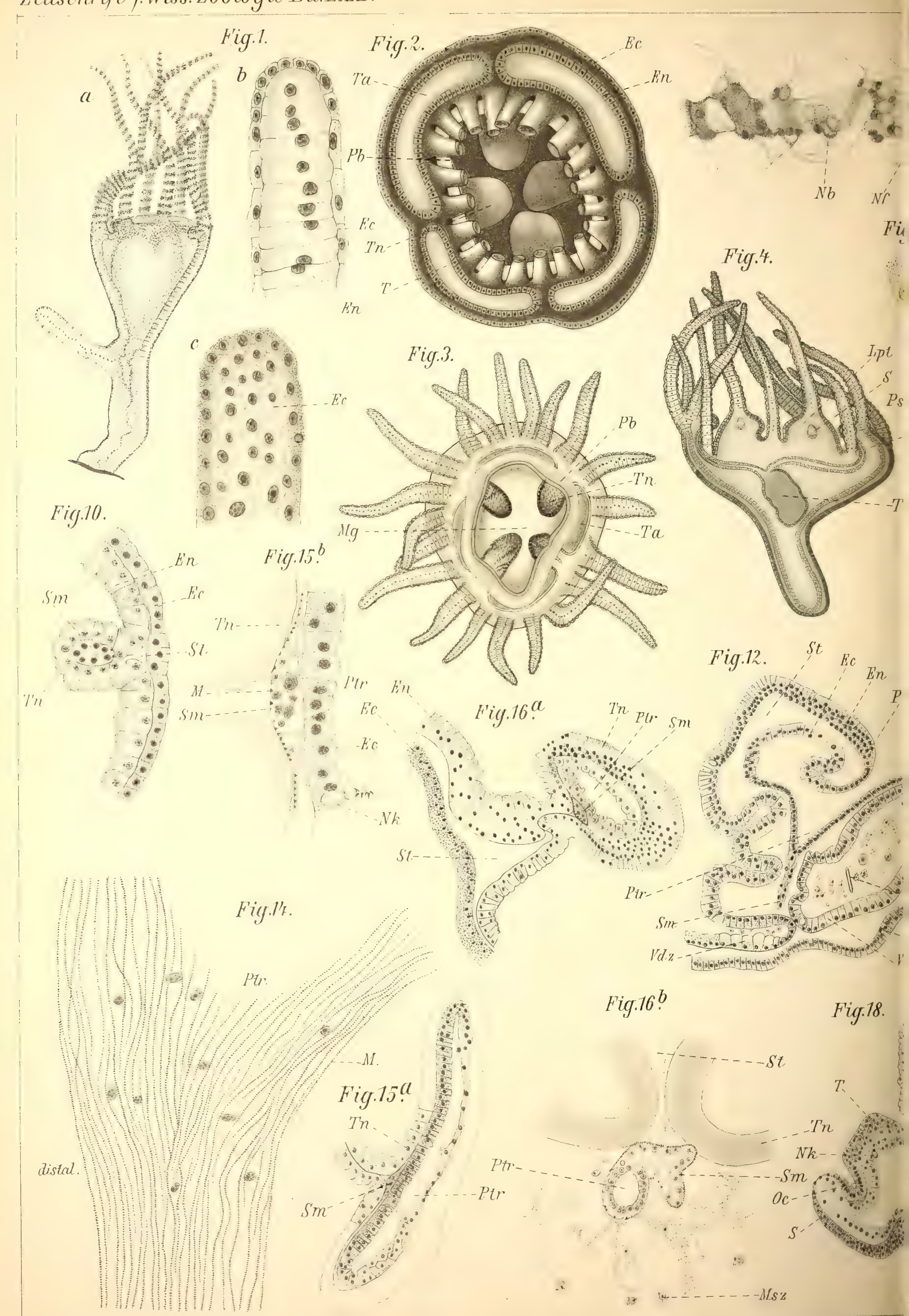
elmann











Friedemann gez.

Verlag v. Wilheln


Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 11 a
Fig. 11 b
Fig. 13.
Fig. 17.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21 a



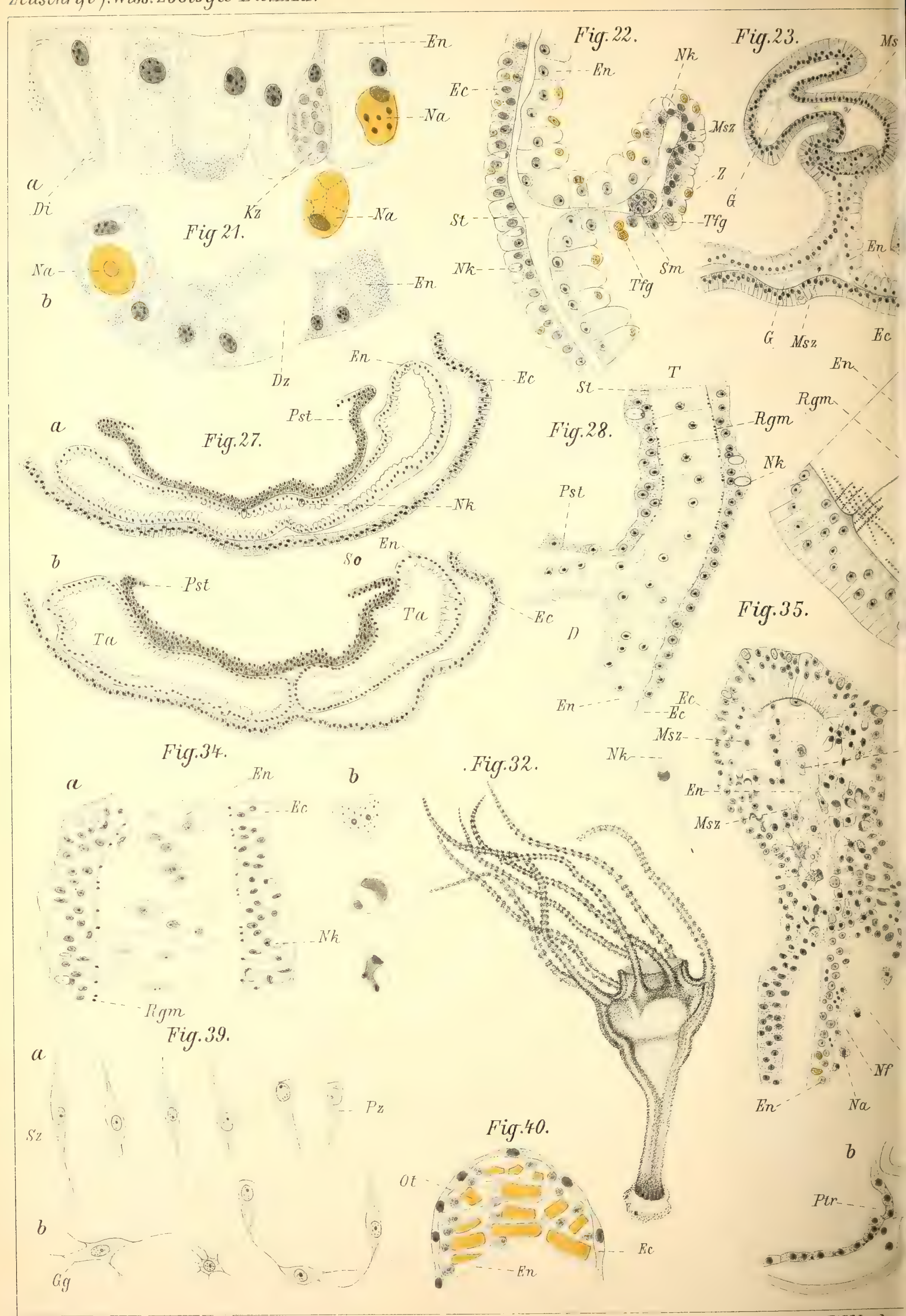


Wilhelm Engelmann

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig







Verlag v. Wilhelm



elmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Friedemann gez.

Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Fig. 1.



Fig. 3.

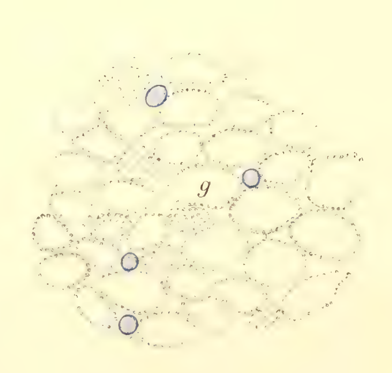
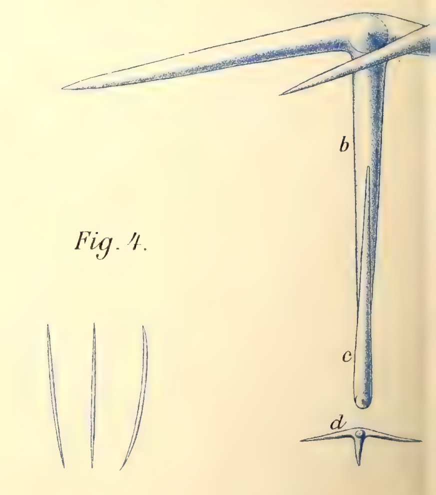


Fig. 5.

Fig. 4.



Autor del

Verlag v. Wilhelm

Fig. 2.

e h a b g i f c d k

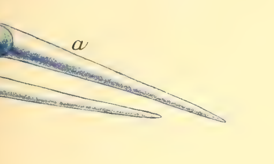


Fig. 7.

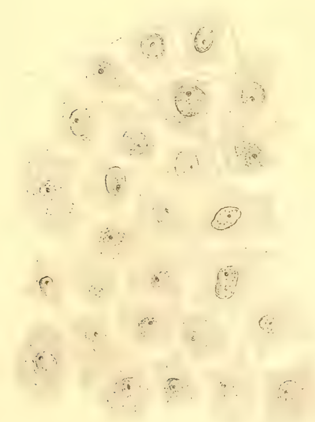
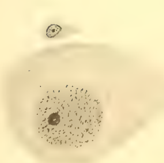


Fig. 6.



lmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Fig. 1



Fig. 2

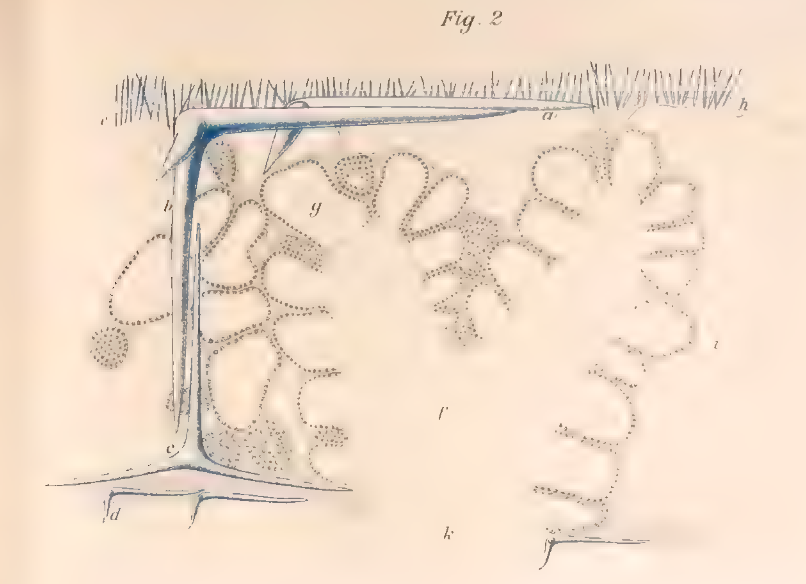


Fig. 3.

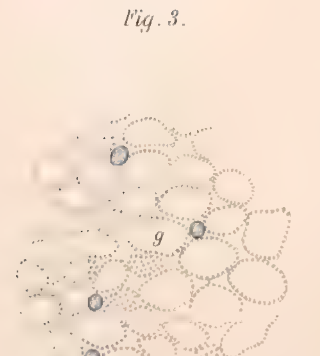


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

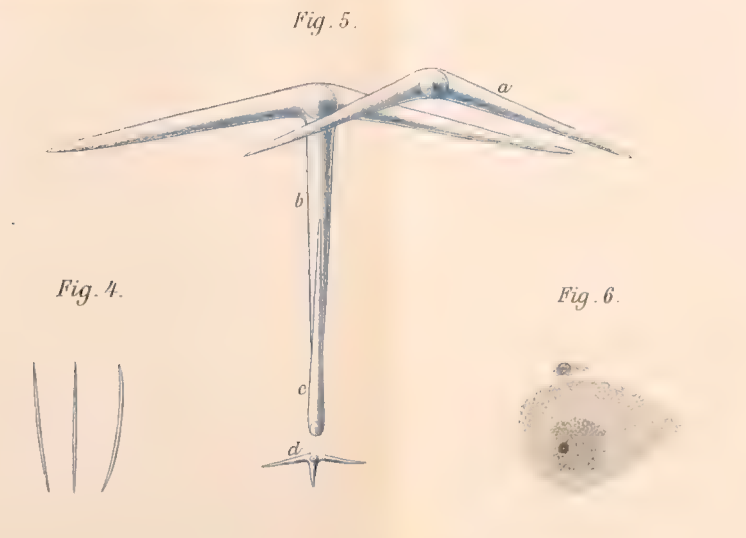
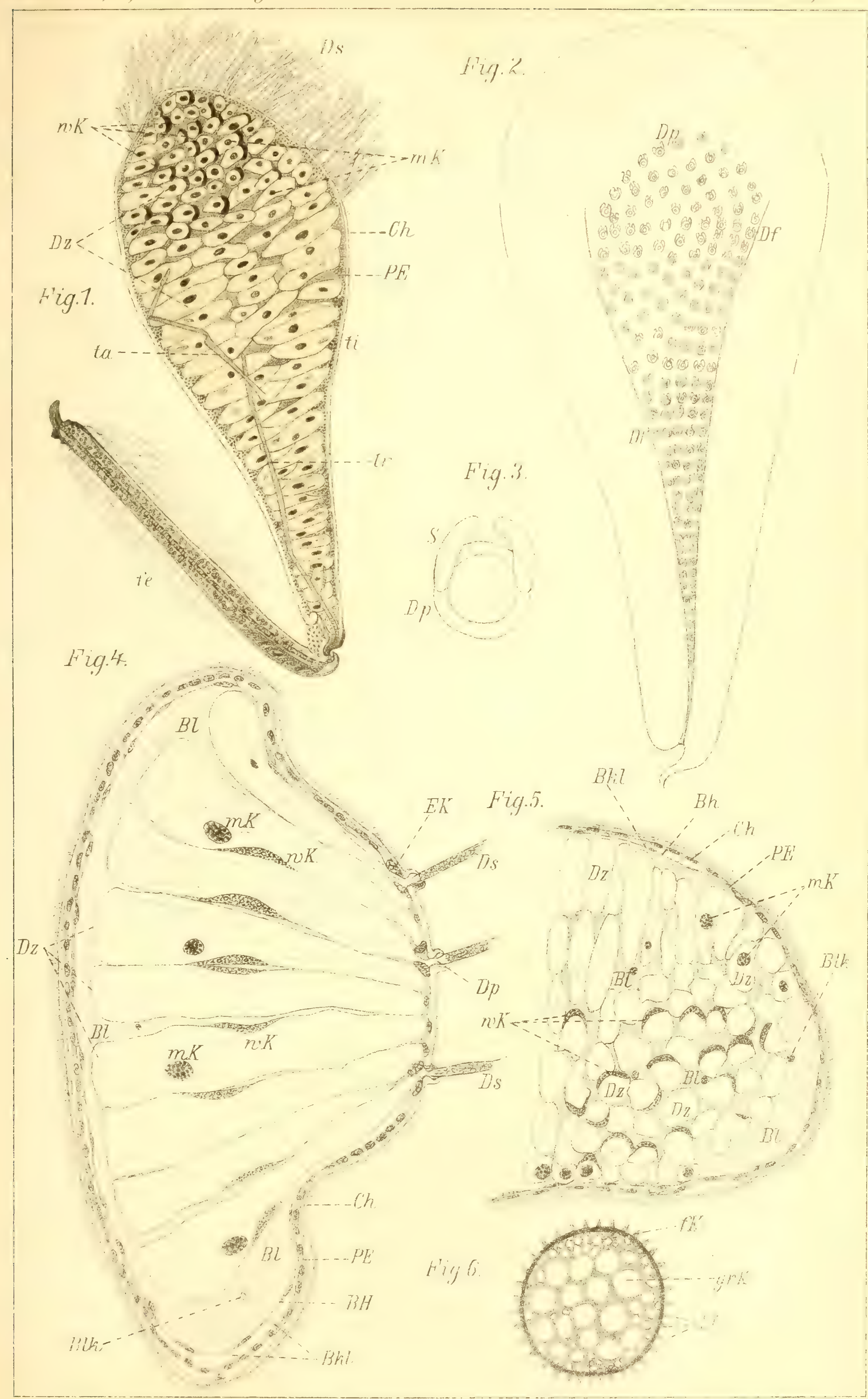


Fig. 7







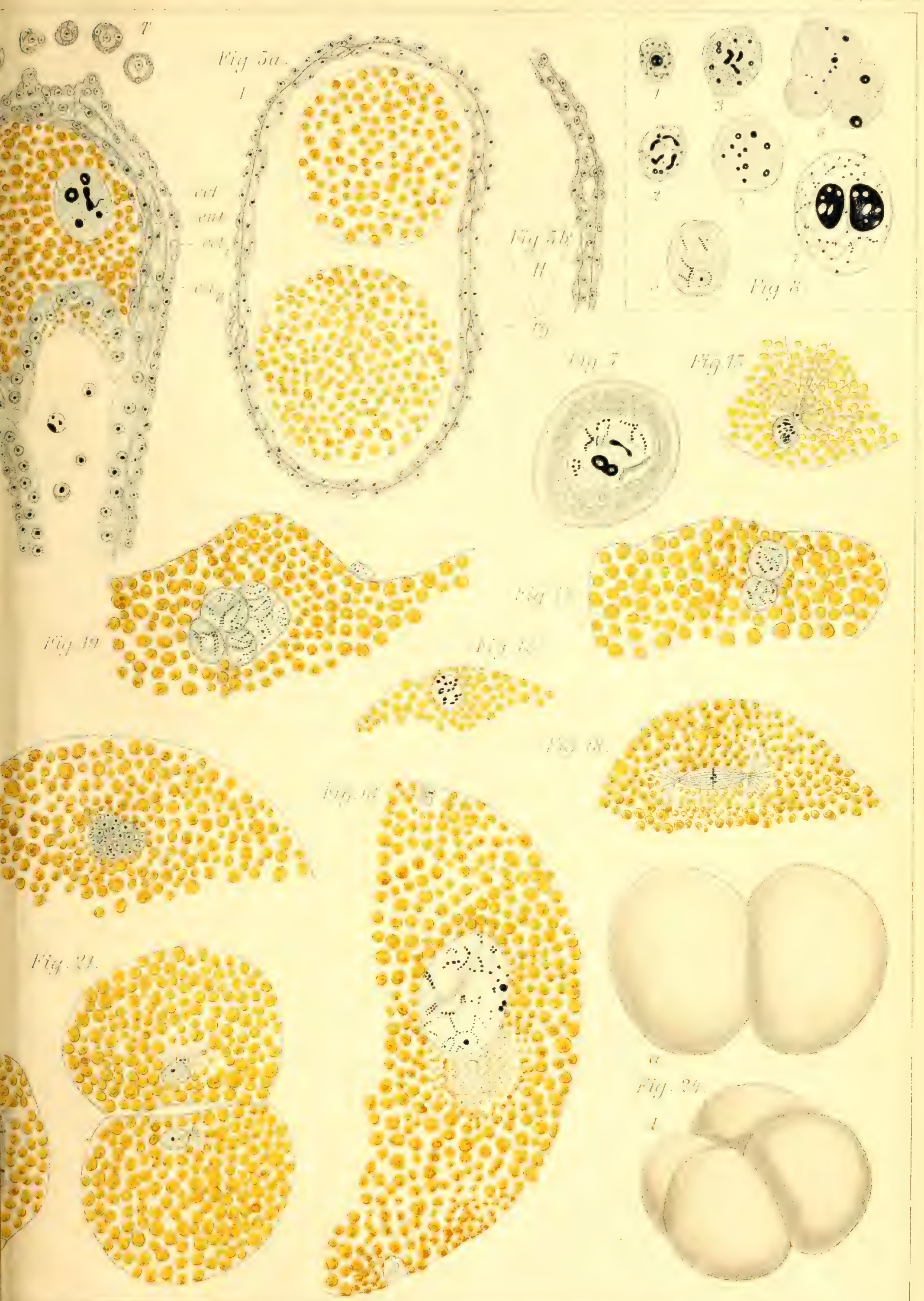
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





Fig. 1
T
ect
ent
ect_II
sp
ect_I
ent
ect
Fig. 2.
Glk
Fig. 3.
Glk
Fig. 4.
Fig.
sp
k
nz
Fig. 6b.
nz
Fig. 11
Fig. 17.
d.
Fig. 16.
Fig. 22.
Fig

Taf. XVI.



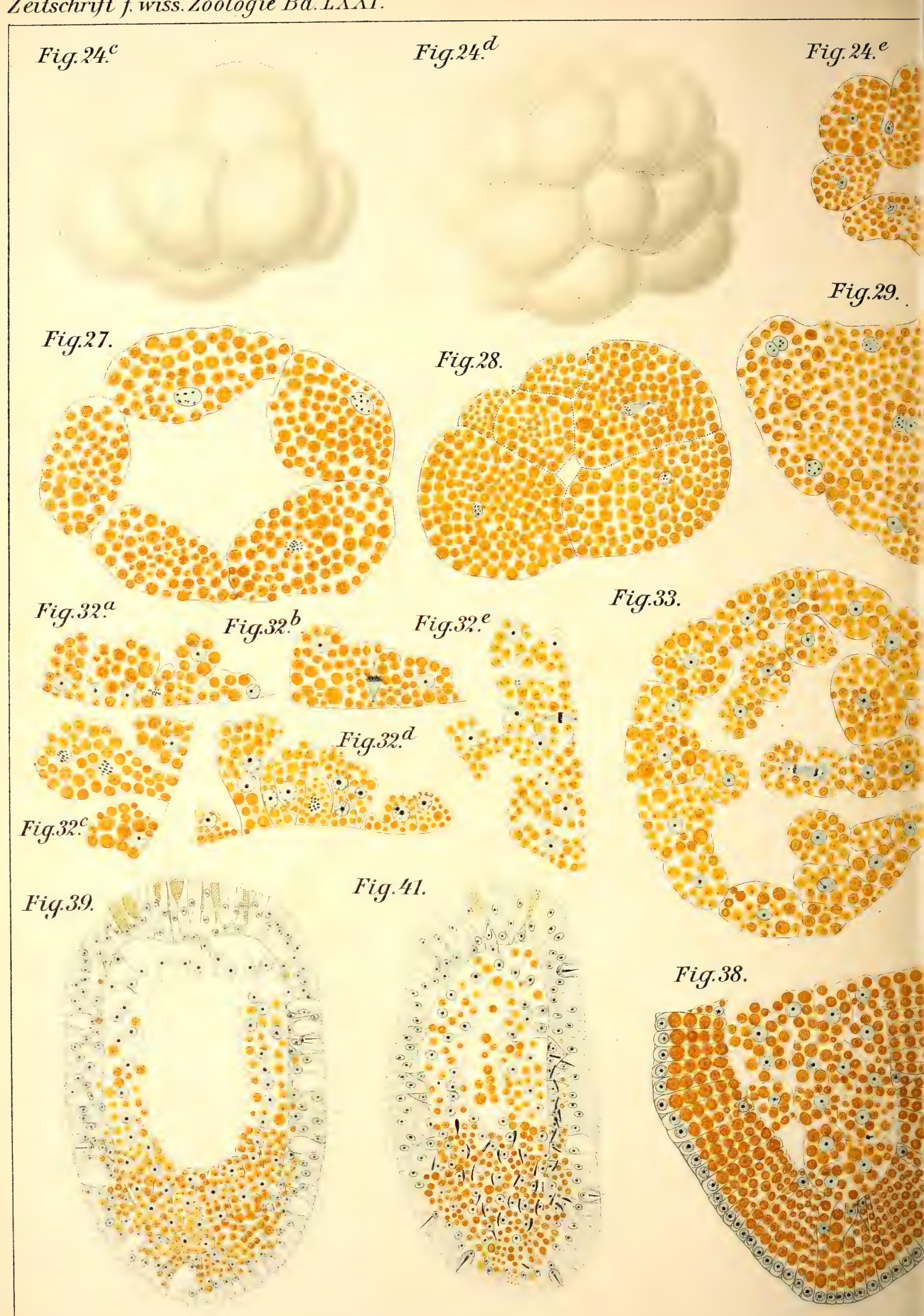
mann b. Leipzig.





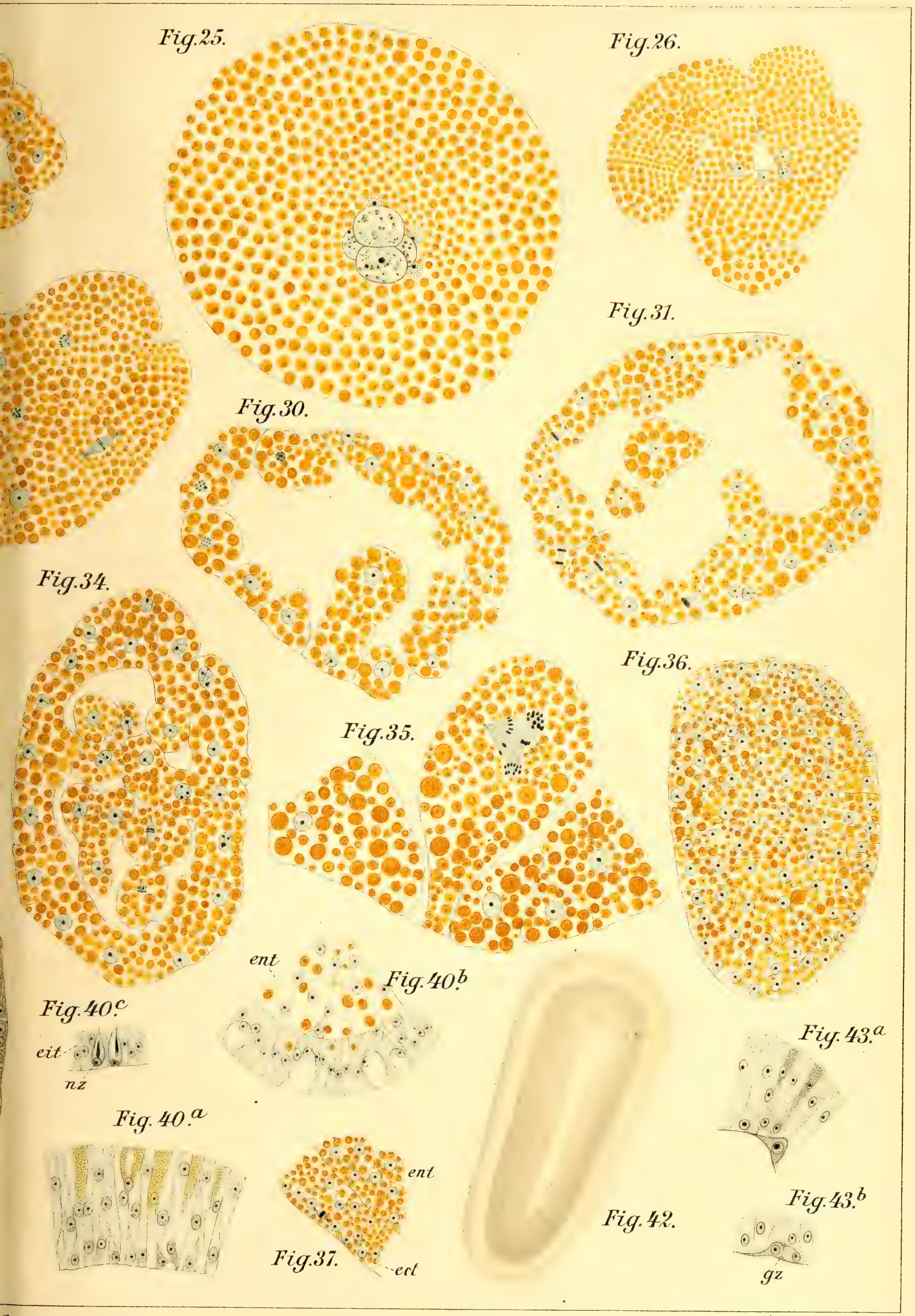






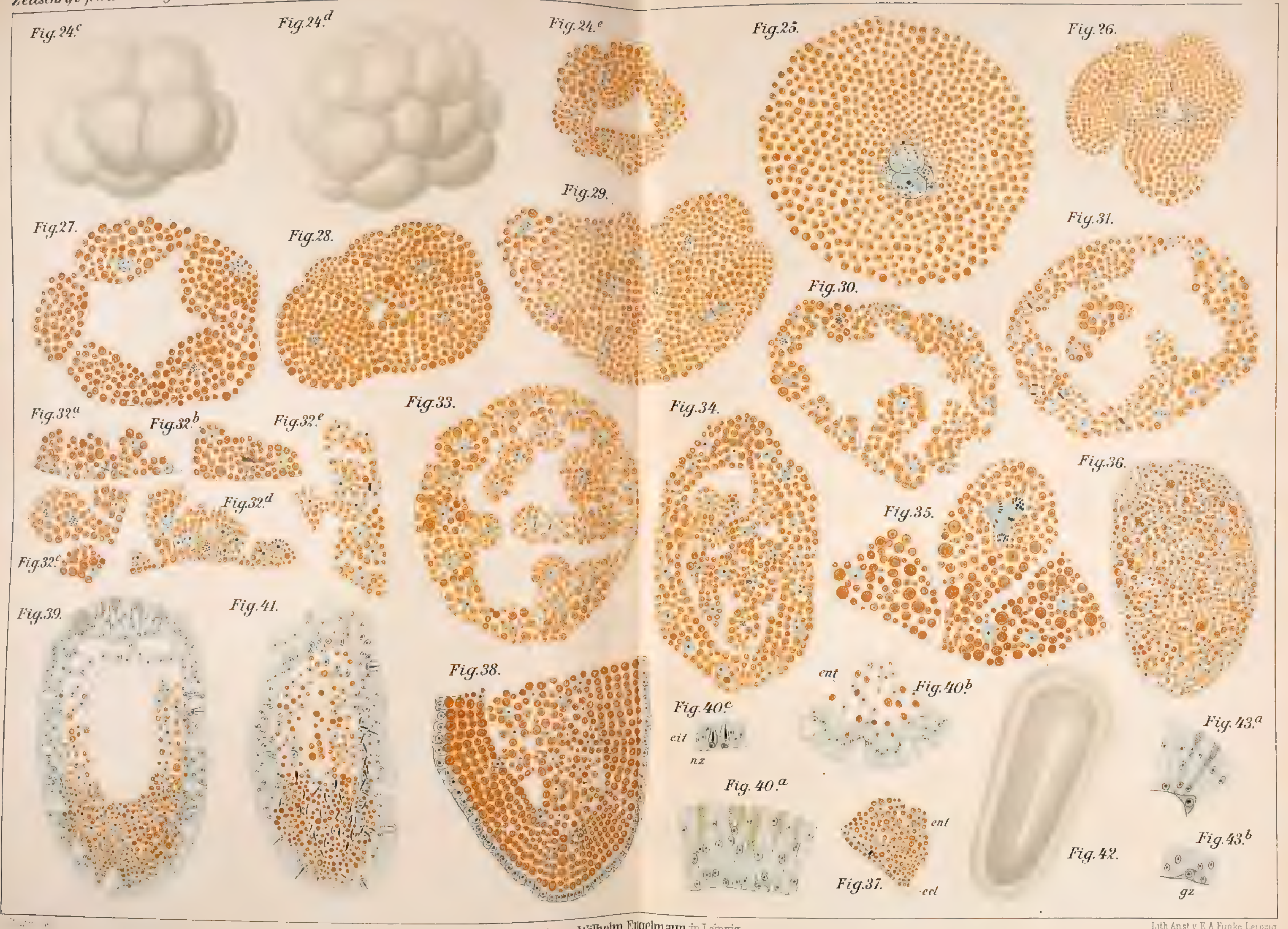
J. Wulfert gez.

Verlag v. Wilhelm



elmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

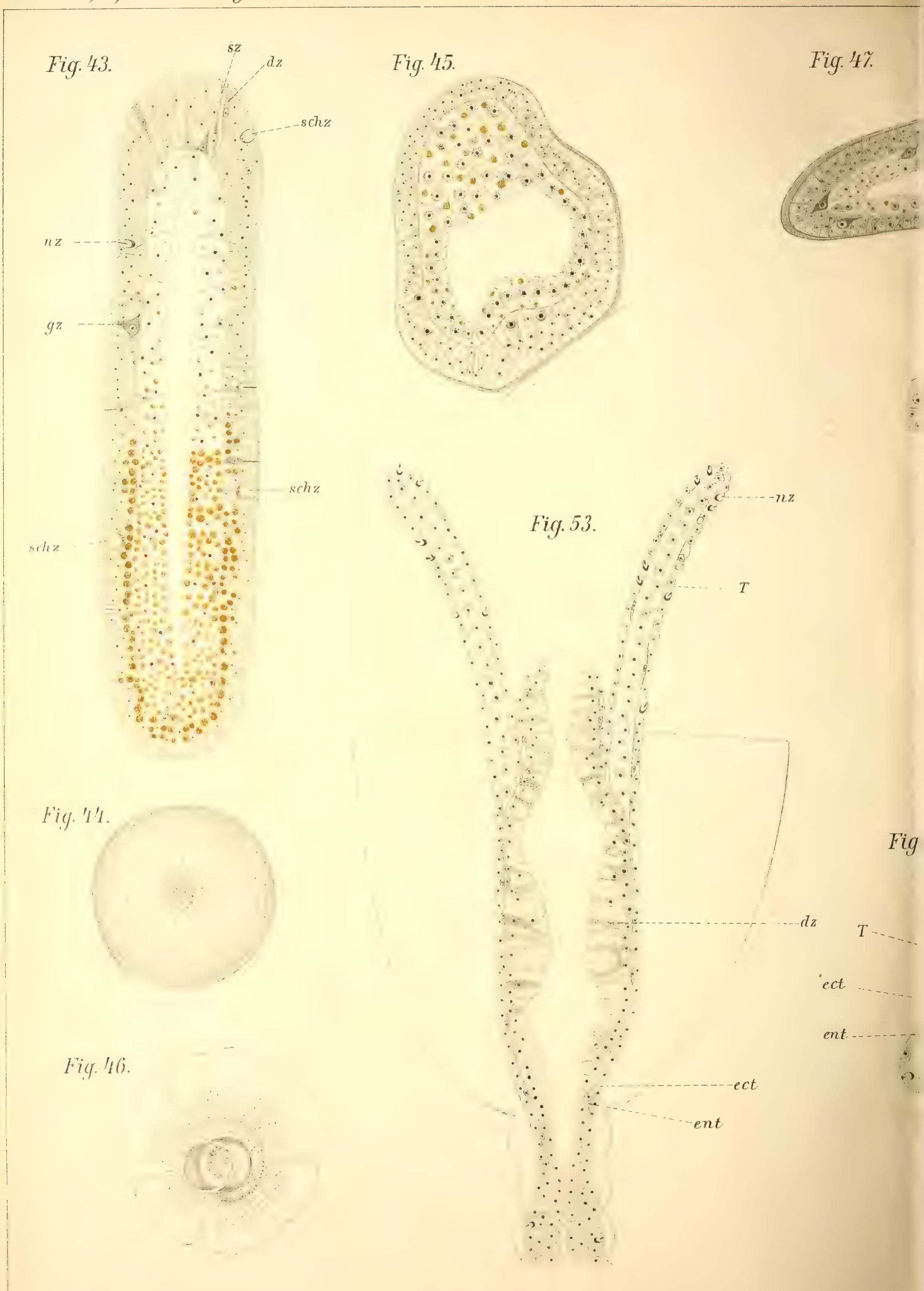




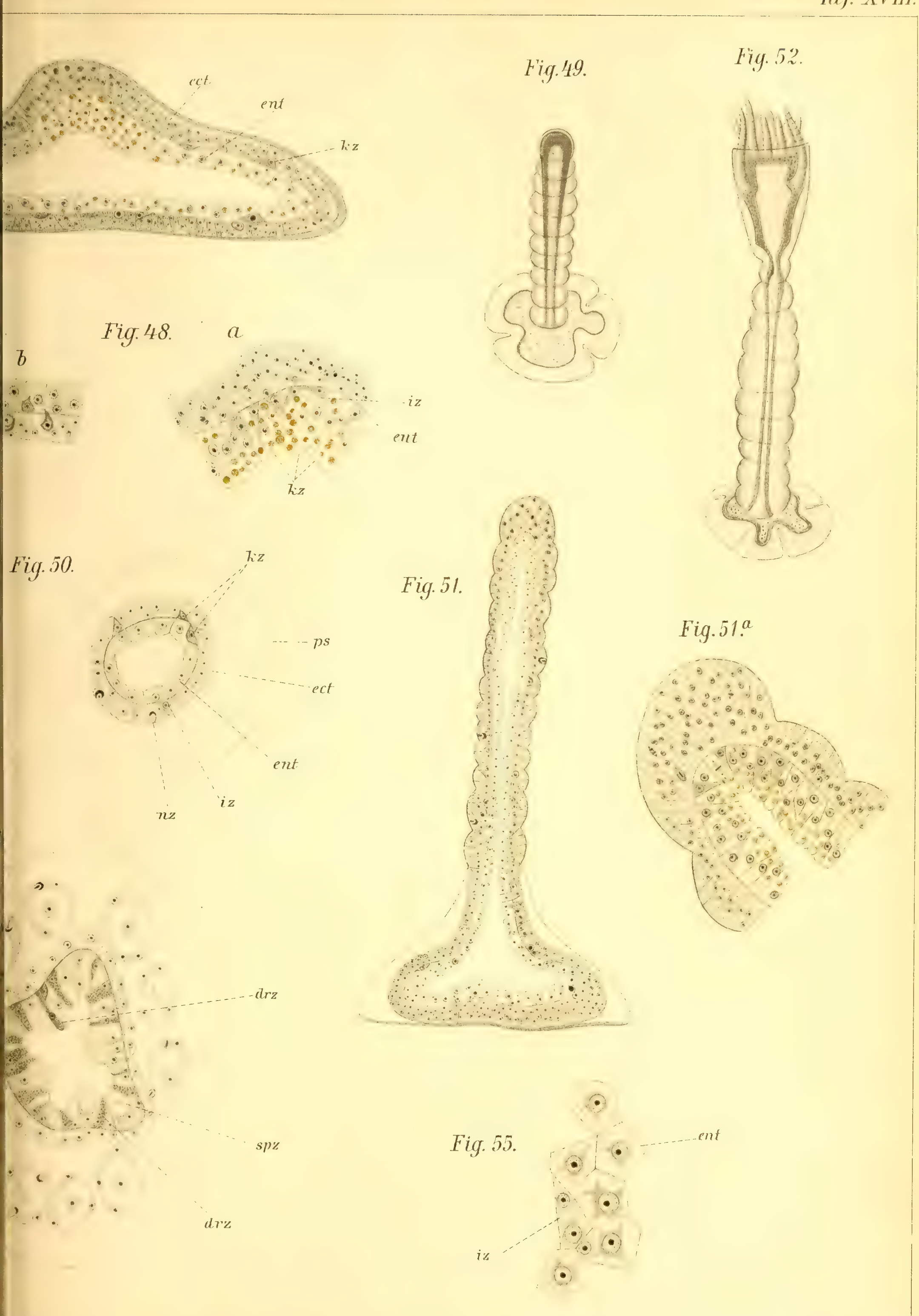
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.







J. Wulfert gez.
Verlag v. Wilhelm



lmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

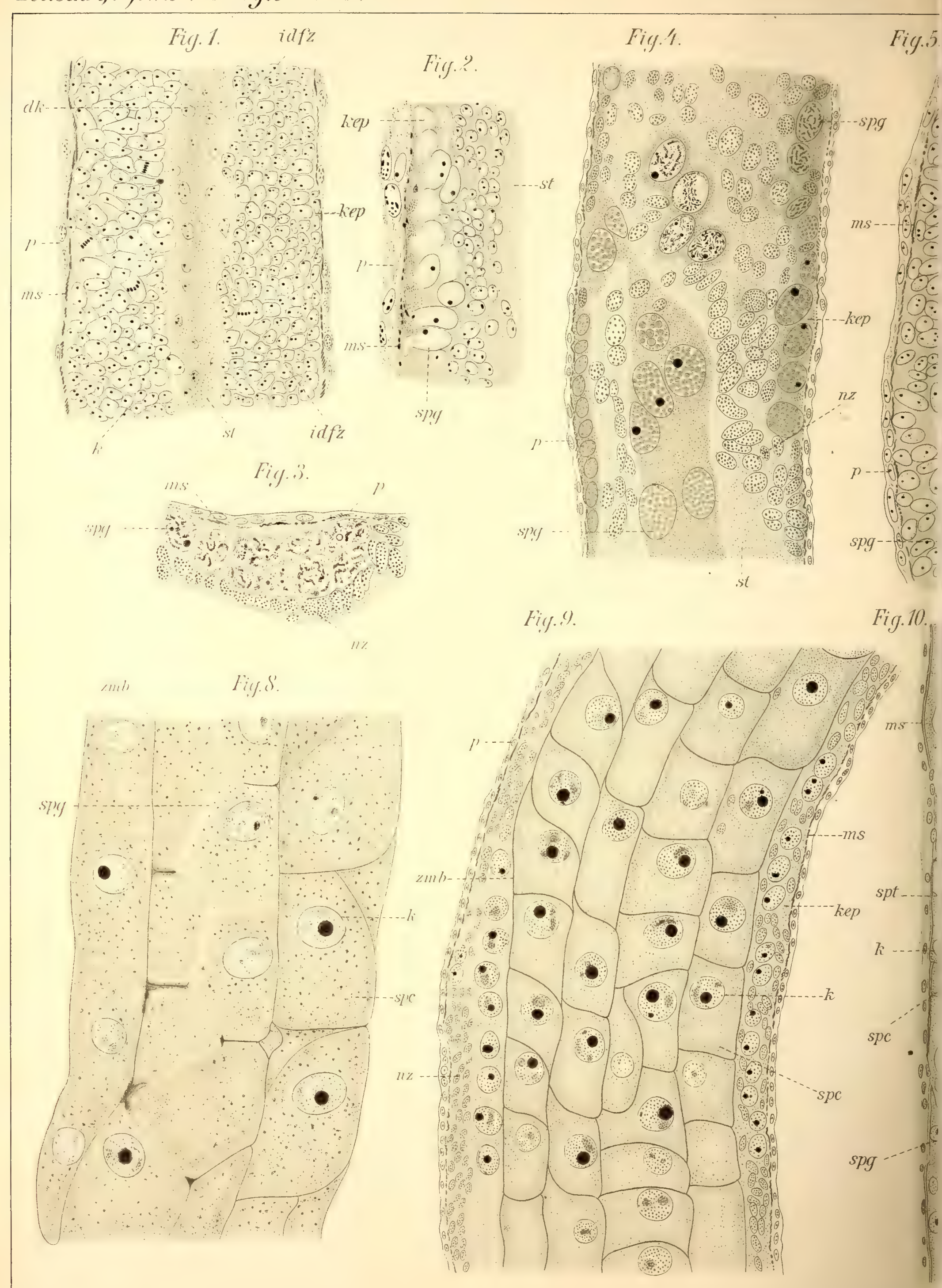




Lith Anst v E A Funke, Leipzig



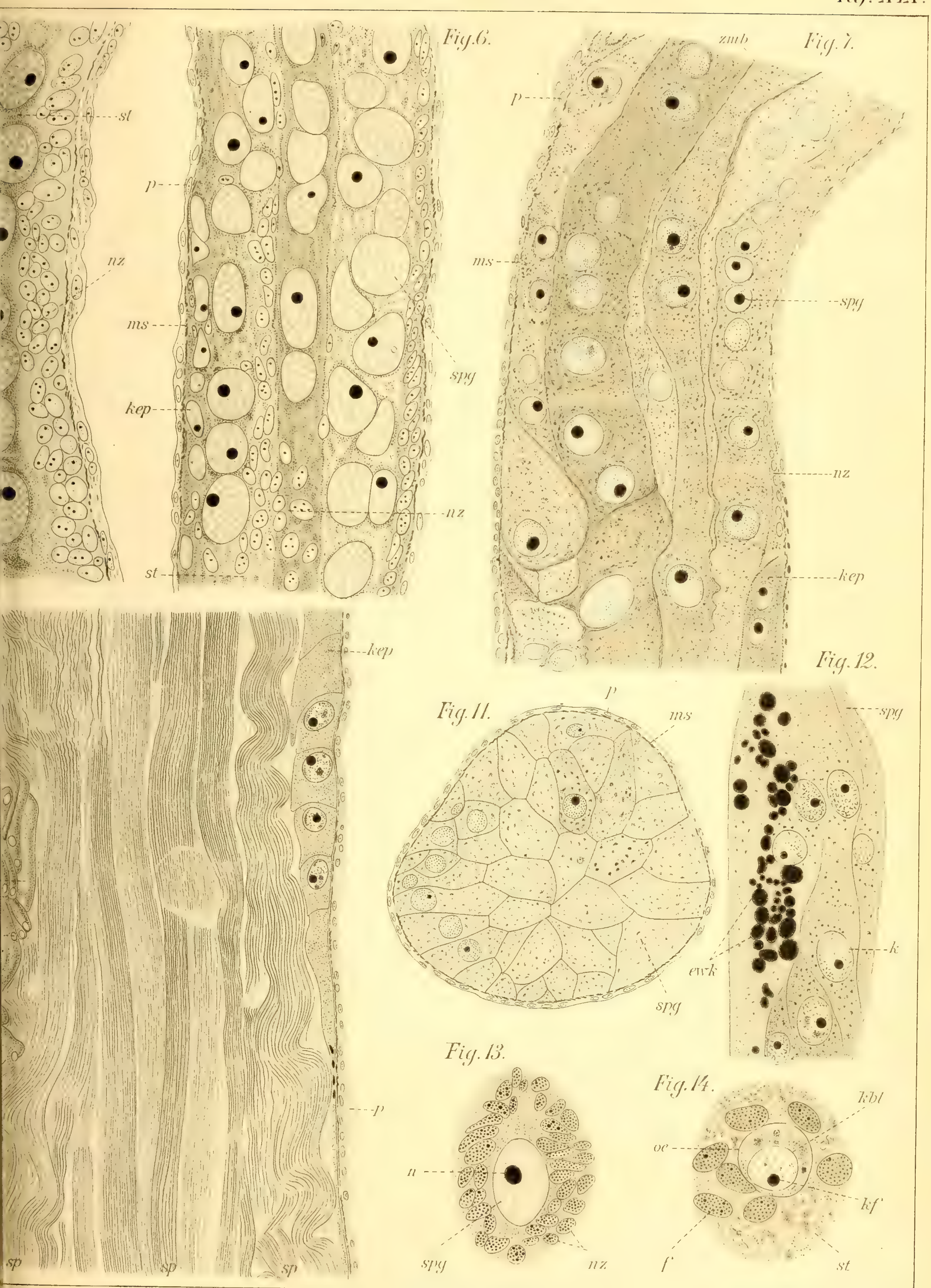




Tönniges gez.

Verlag v. Wilhe

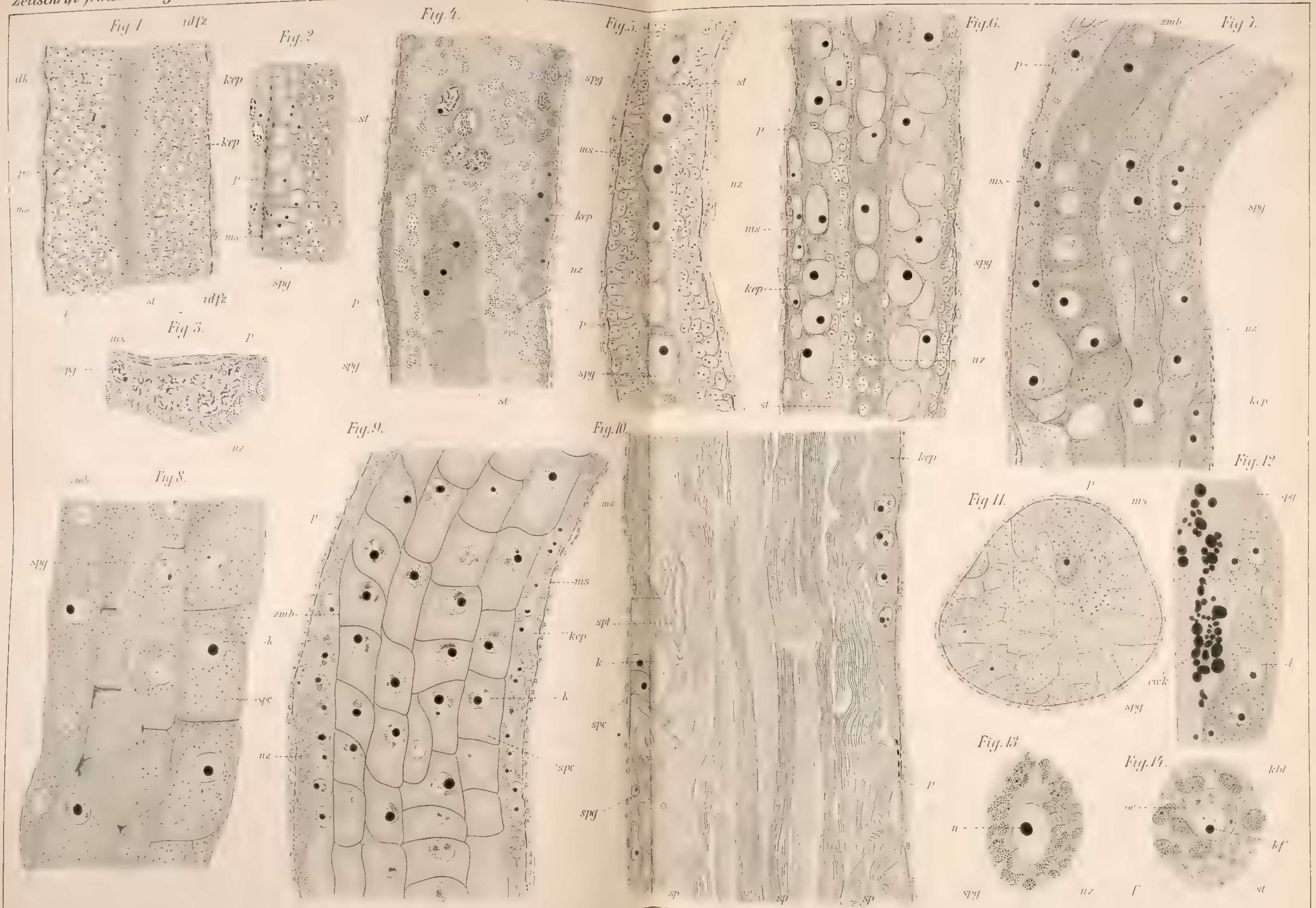
Taf. XIX.



gelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

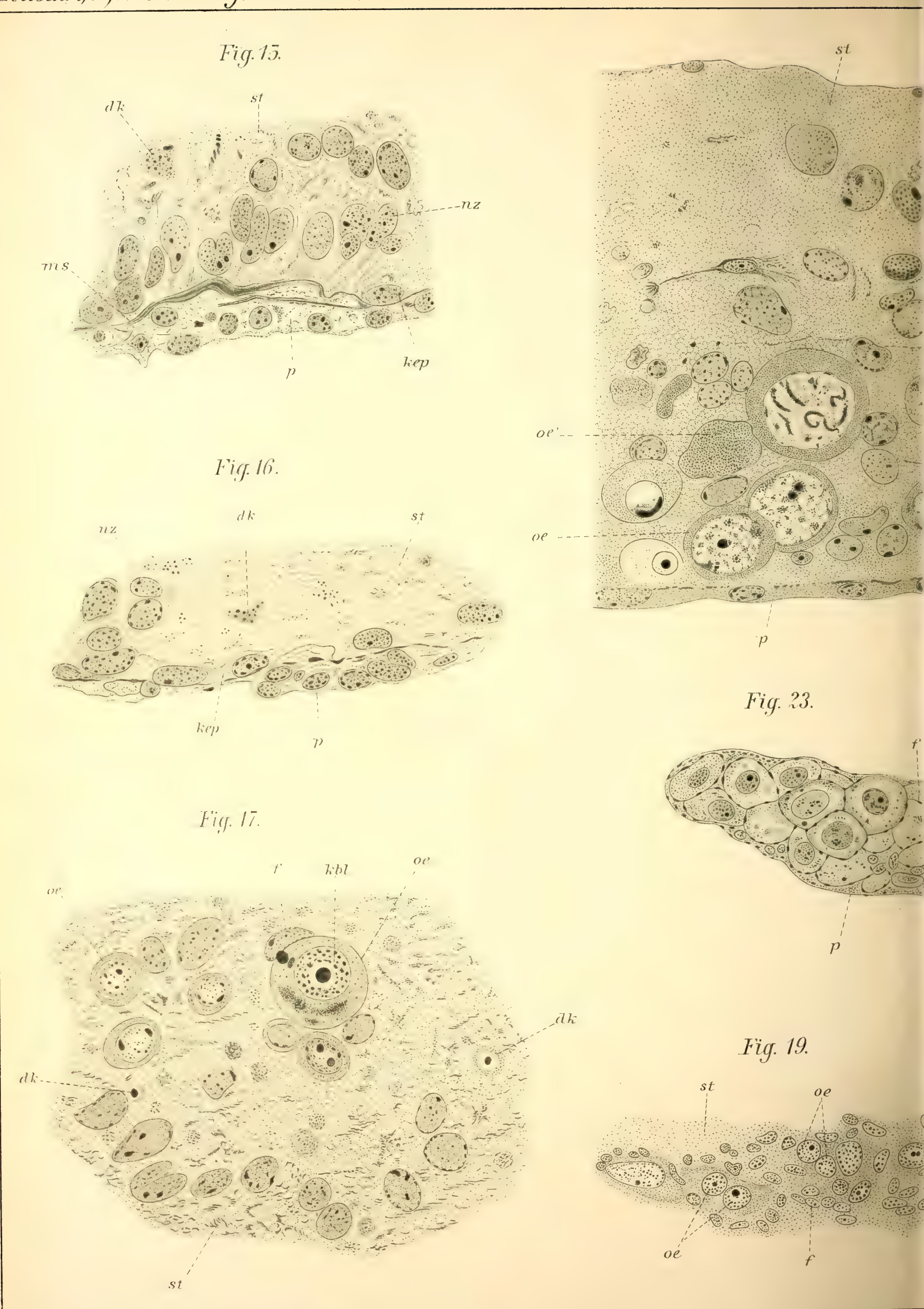


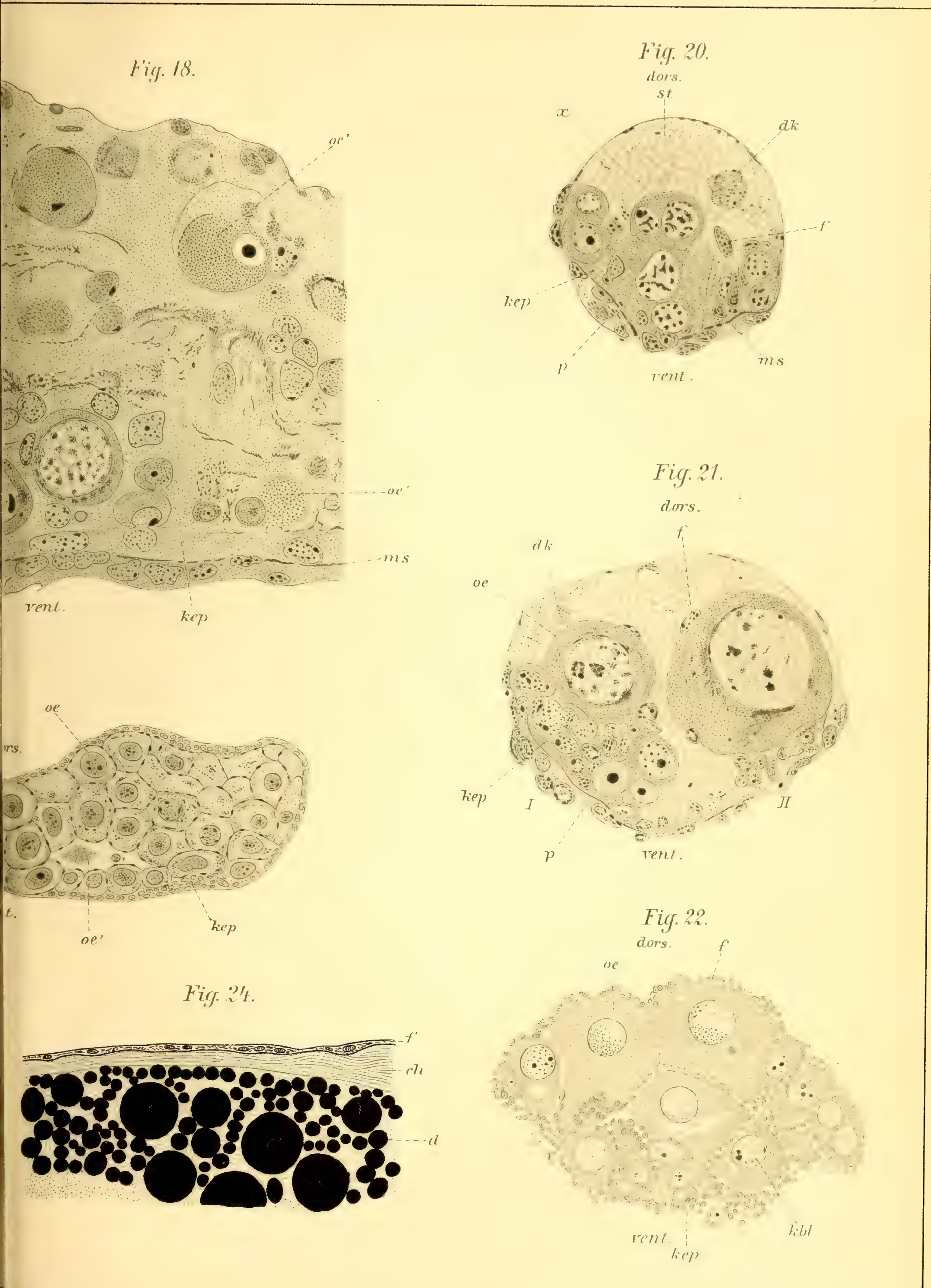


Tönniges gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



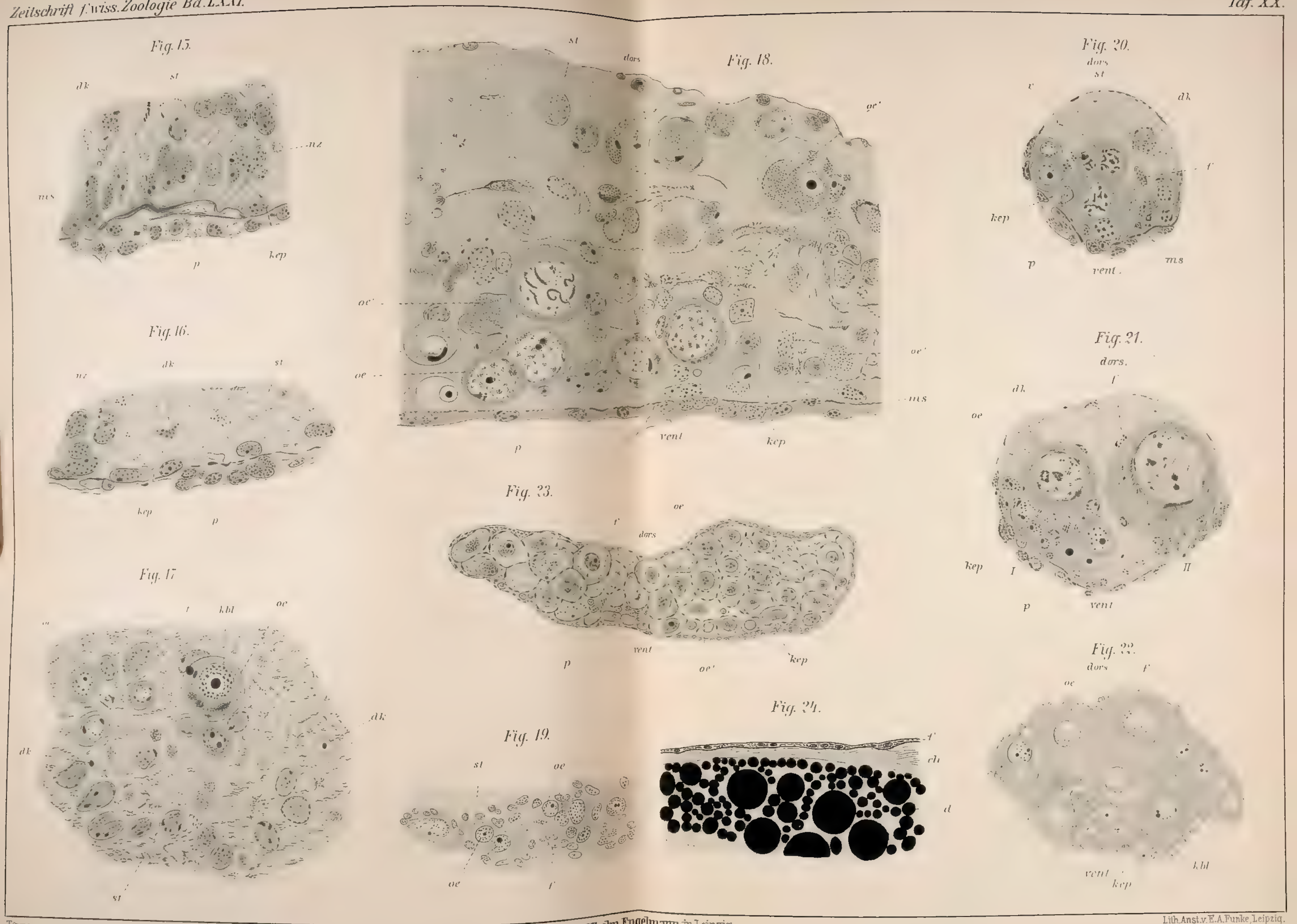



Fig. 15.
dk
st
nz
ms
p
kep
Fig. 16.
nz
dk
st
kep
p
Fig. 17.
oe
f
kbl
oe
dk
dk
st
st
oe'
oe
p
Fig. 23.
f
p
Fig. 19.
st
oe
oe
f



mann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

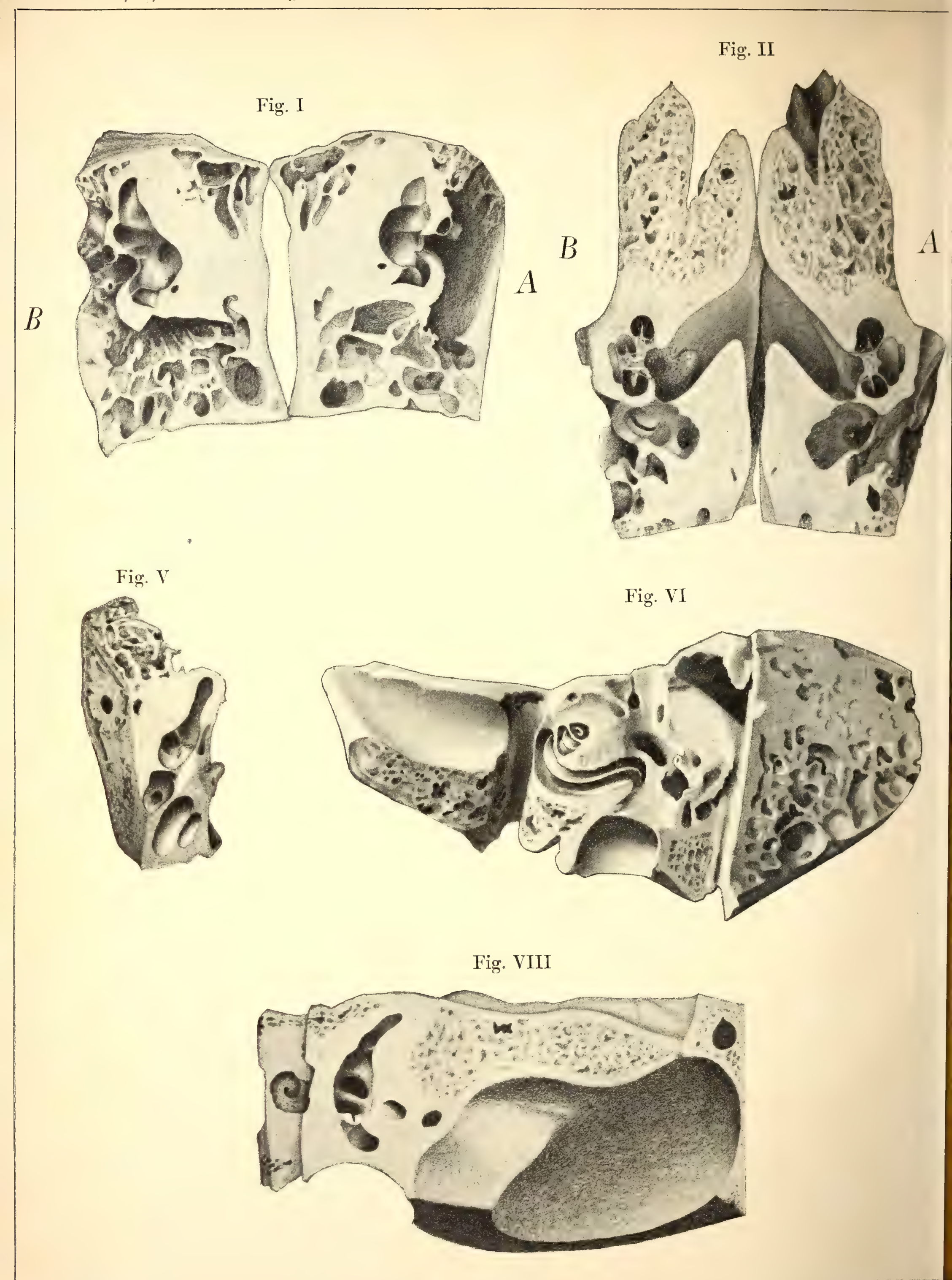




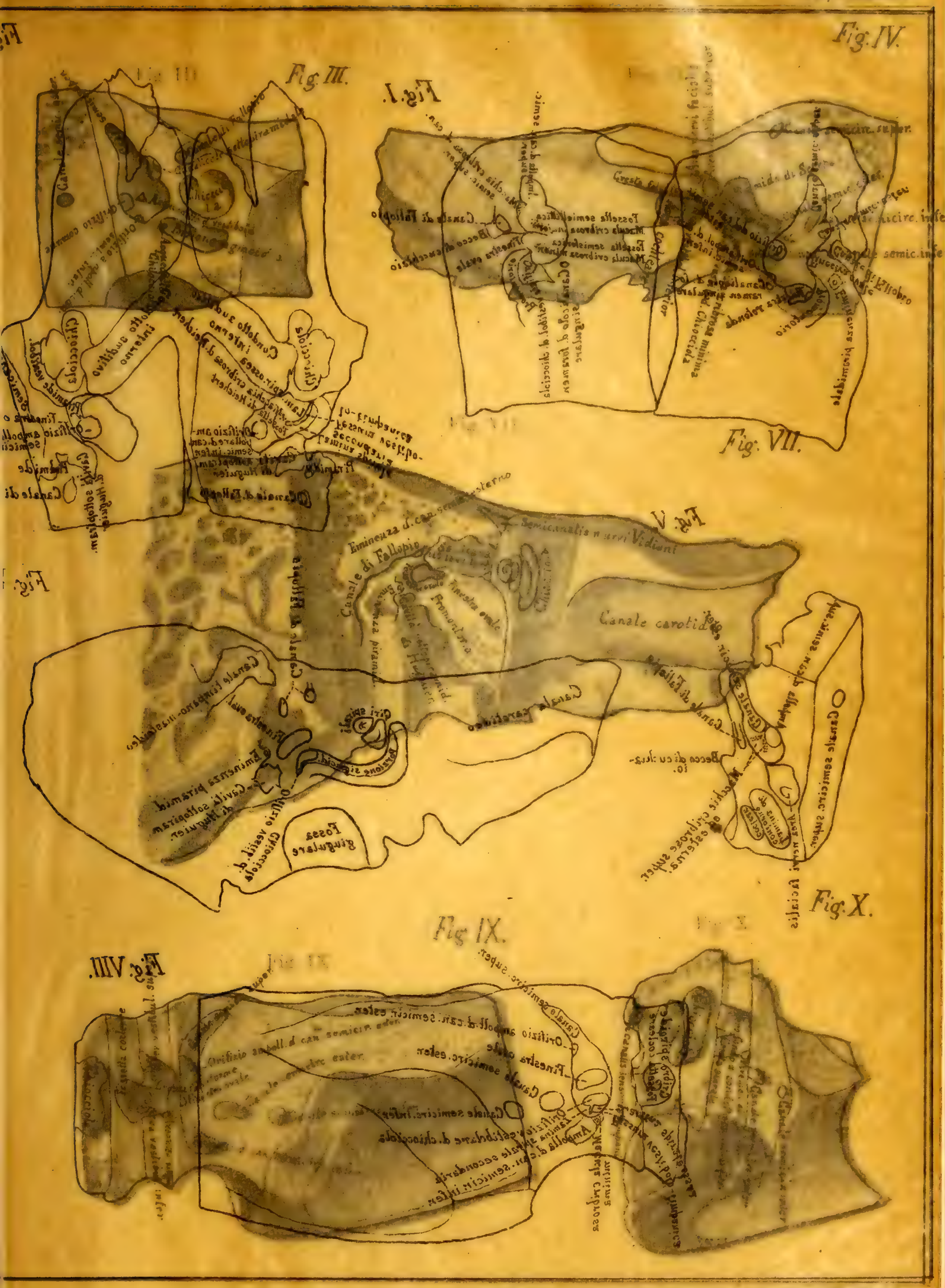
Tönniges gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

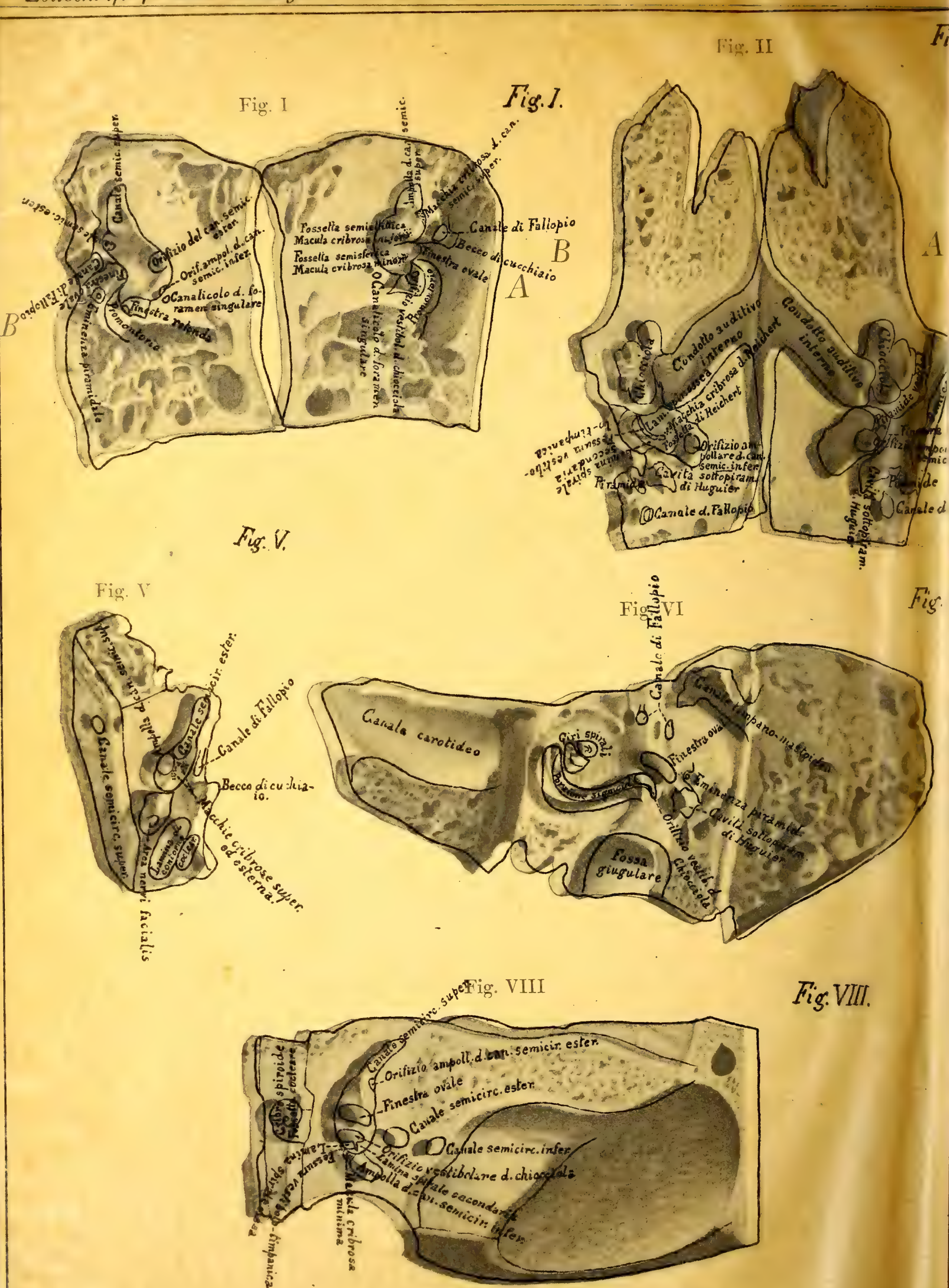




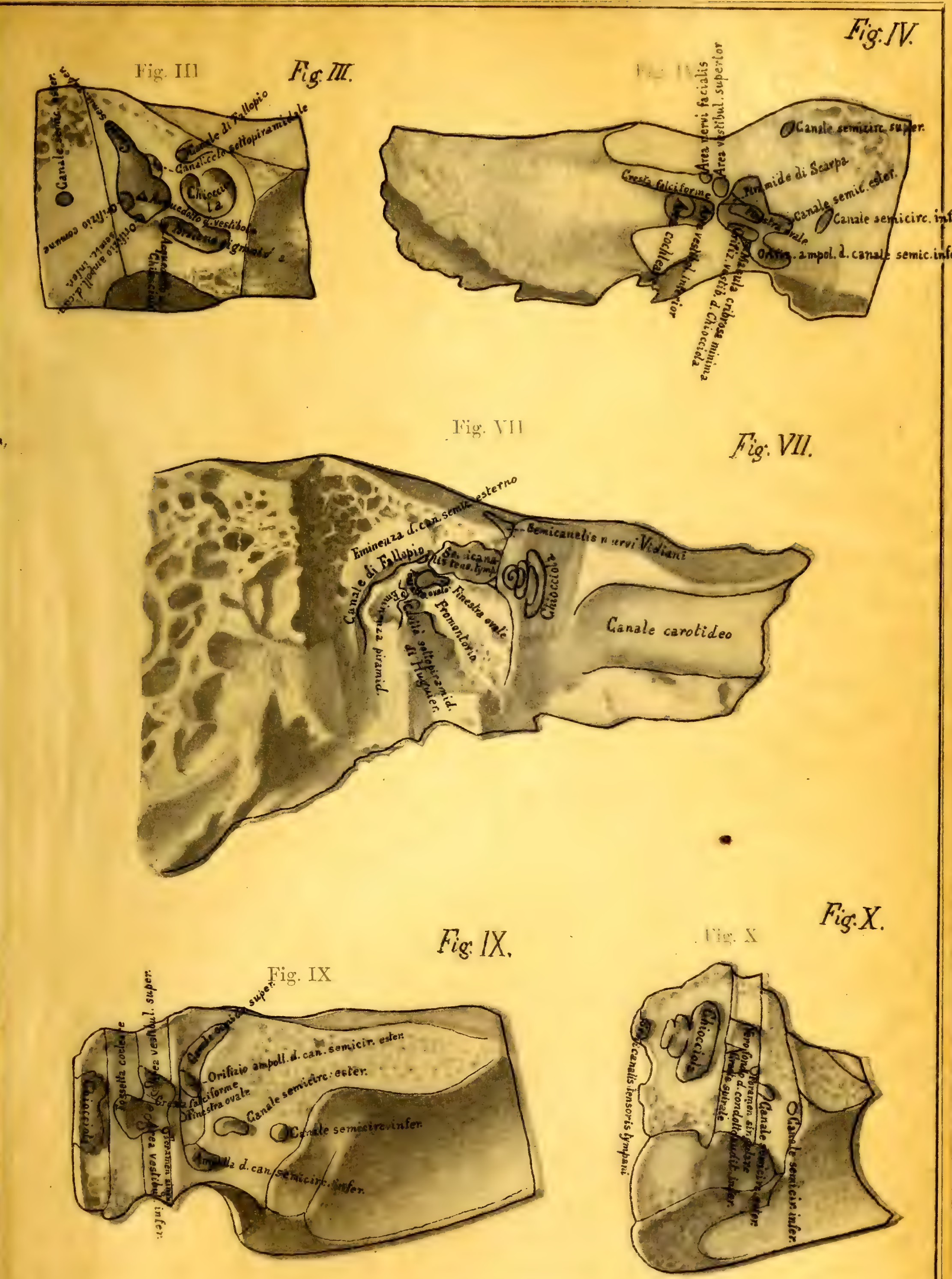


A. Ruffini, gez.


Fig. III.
Fig. I.
Fig. IV.
Fig. VII.
Fig. V.
Fig. X.
Fig. IX.
Fig. VIII.
Semicanalis n. nervi Vidiani
Canale carotideo
Canale di Fallopio
Promontorio
Finestra ovale
Canale semicirc. super.

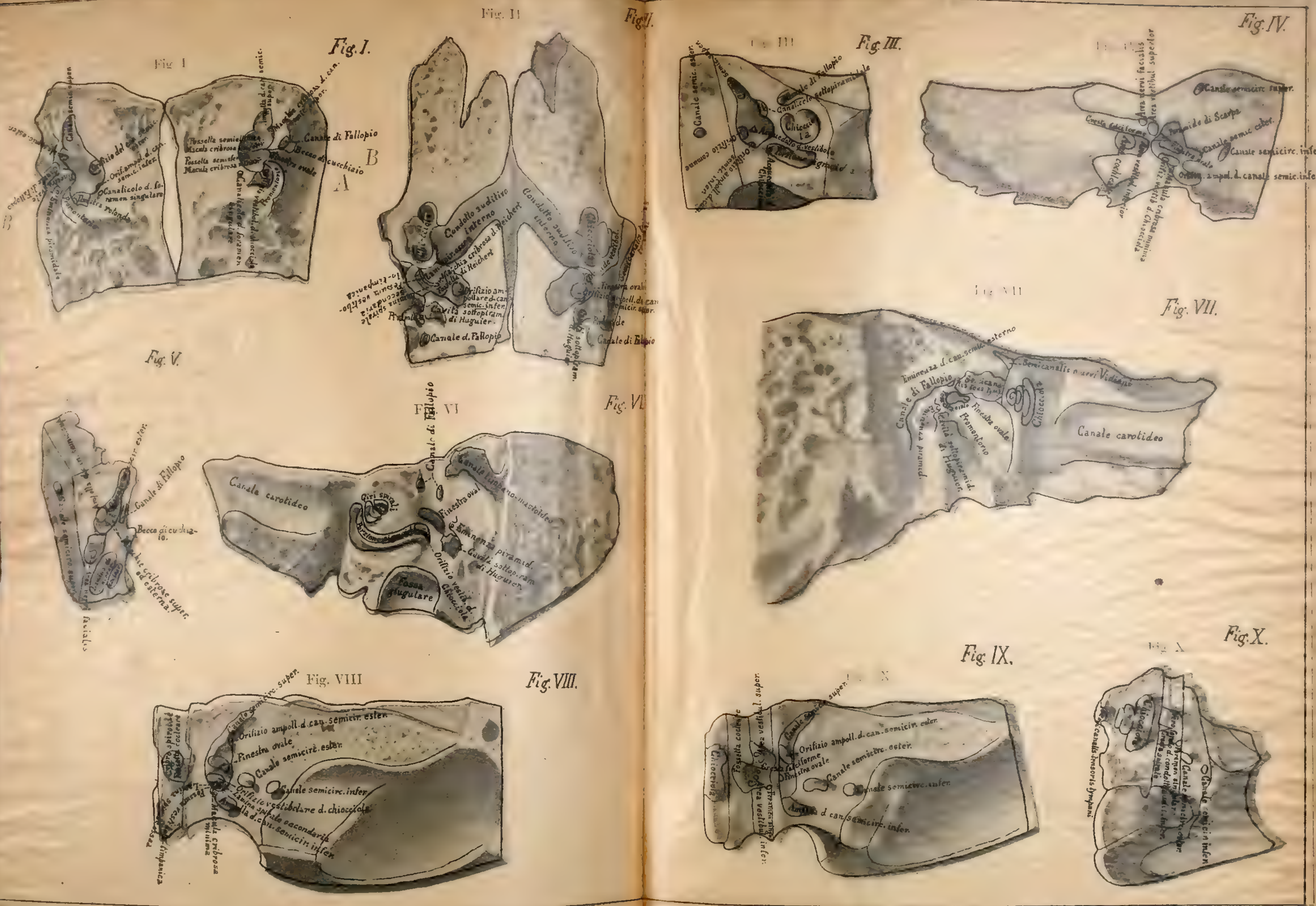


A. Ruffini, gez.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.




Fig. I.
Fig. II.
Fig. III.
Fig. IV.
Fig. V.
Fig. VI.
Fig. VII.
Fig. VIII.
Fig. IX.
Fig. X.
Canale di Fallopio
Becco di cucchiaio
Finestra ovale
Promontorio
Finestra rotonda
Condotto uditivo interno
Canale d. Fallopio
Cavità sottopiram. di Huguier
Canale semicirc. super.
Piramide di Scarpa
Canale semic. ester.
Canale semicirc. infer.
Canale carotideo
Giri spirali
Fossa giugulare
Eminenza piramid.
Chiocciola
Semicanalis n. nervi Vidiano
Orifizio ampoll. d. can. semicirc. ester.
Canale semicirc. ester.
Canale semicirc. infer.
Orifizio vestibolare d. chiocciola
Fossetta cocleare
Canalis tensoris tympani

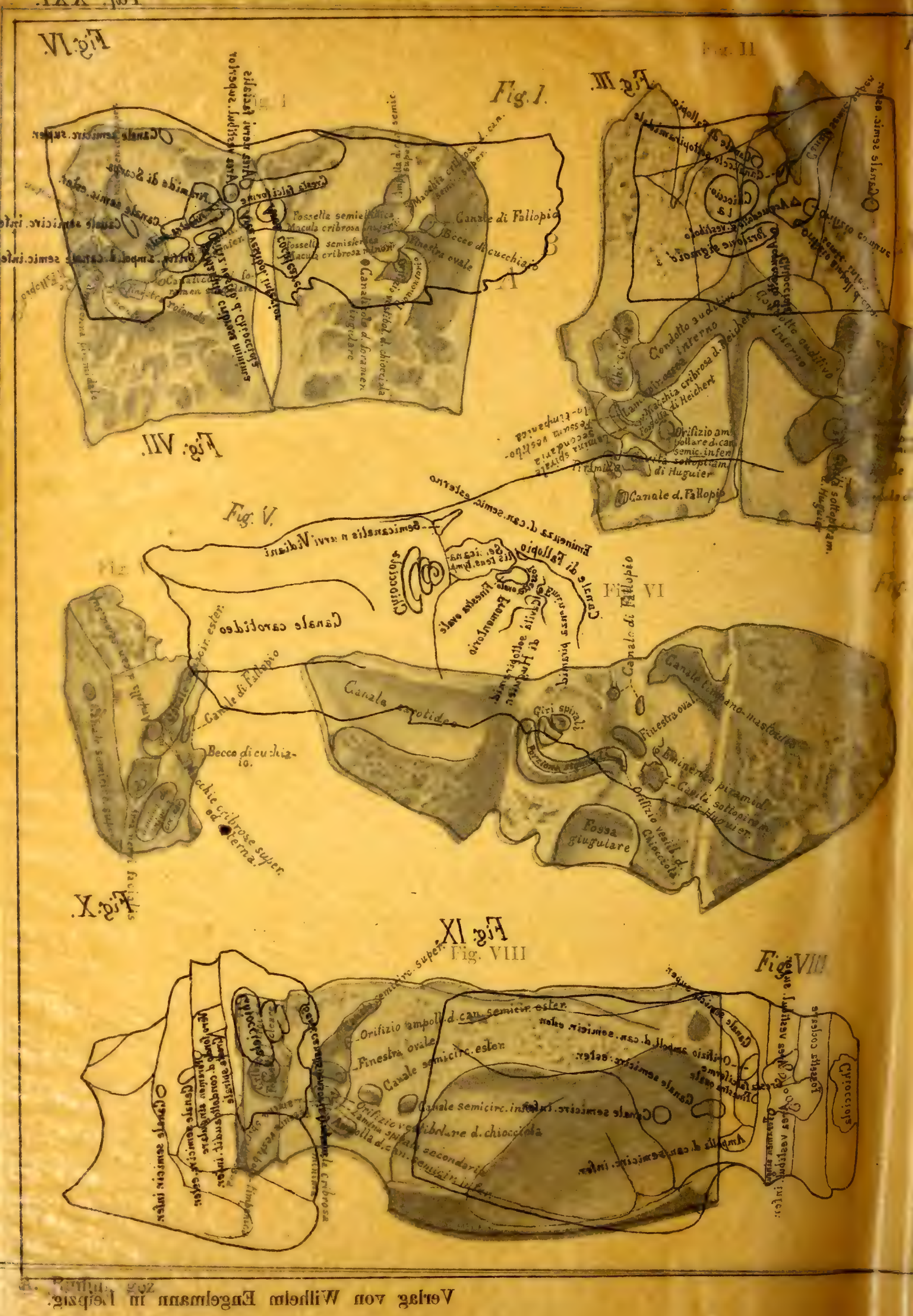
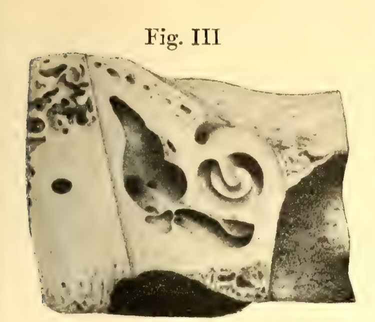

Fig. I.
Fig. II
Fig. VI
Fig. VIII
Canale di Falloppio
Becco di cucchiaio
Finestra ovale
Fossetta semiellittica
Macula cribrosa
Canale carotideo
Giri spirali
Canale timpano-mastoideo
Eminenza piramidale
Canali sottopiramidali di Huguier
Orifizio vestib. d. chiocciola
Fossa giugulare
Condotto uditivo interno
Lamina spir. ossea
Macchia cribrosa d. Reichert
Fossetta di Reichert
Orifizio ampollare d. can. semic. infer.
Canale d. Falloppio
Macchie cribrose super. ed interna
Orifizio ampoll. d. can. semicirc. ester.
Canale semicirc. ester.
Canale semicirc. infer.
Orifizio vestibolare d. chiocciola
Lamina spirale secondaria

Fig. III



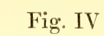


Fig. IV

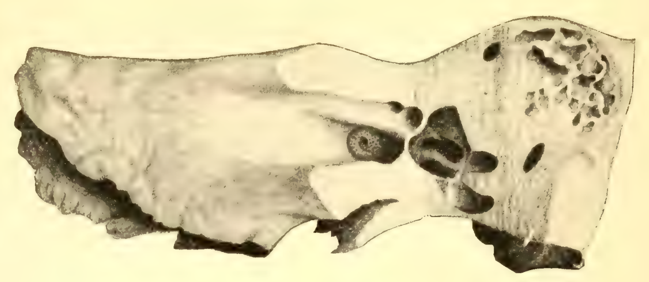


Fig. VII

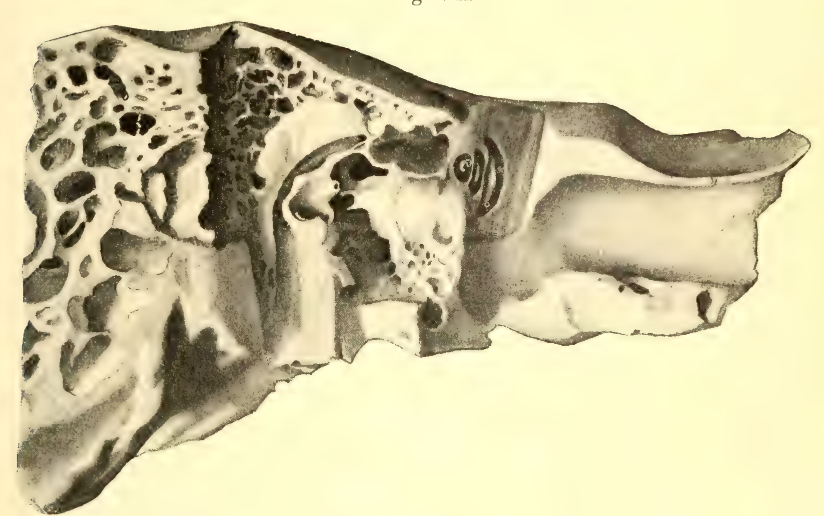


Fig. IX

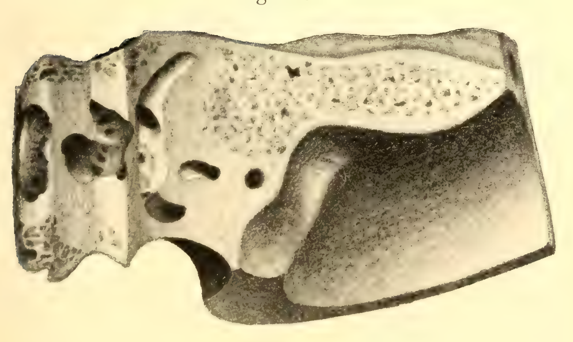
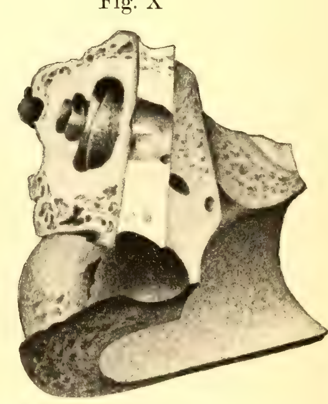


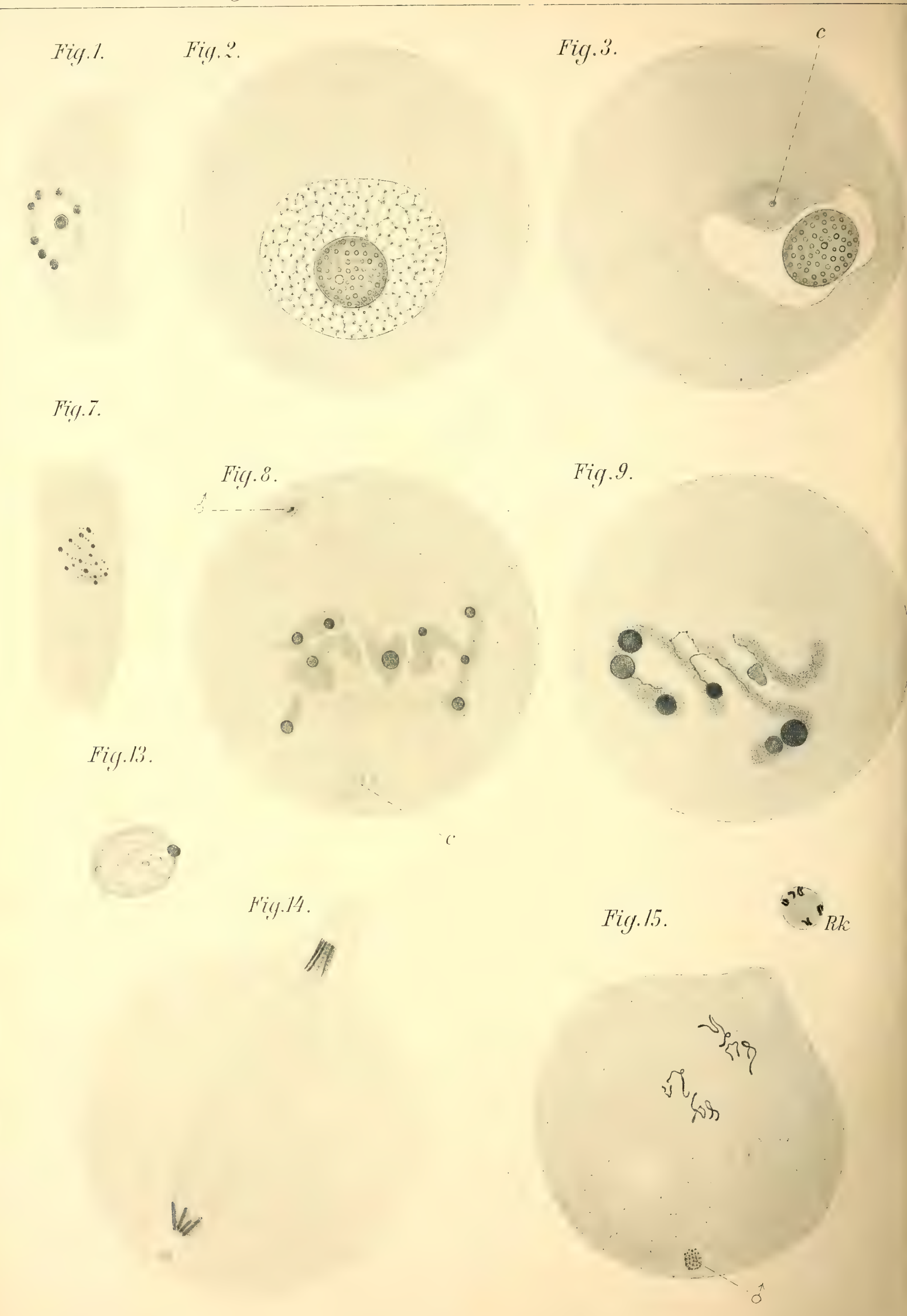
Fig. X



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.






Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
c
Fig. 7.
Fig. 8.
♂
Fig. 9.
Fig. 13.
c
Fig. 14.
Fig. 15.
Rk
♂



mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 12a.

Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

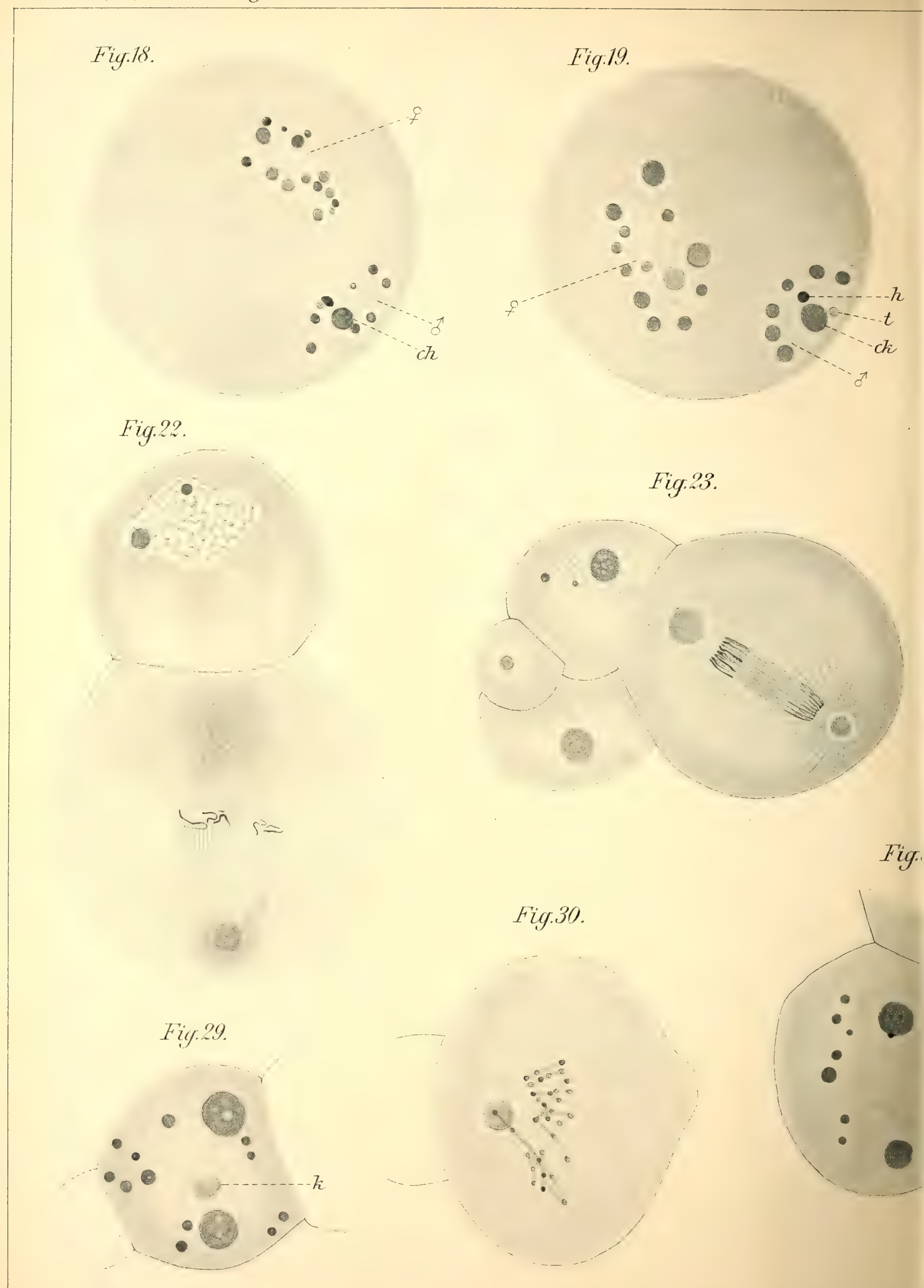
ch, ch

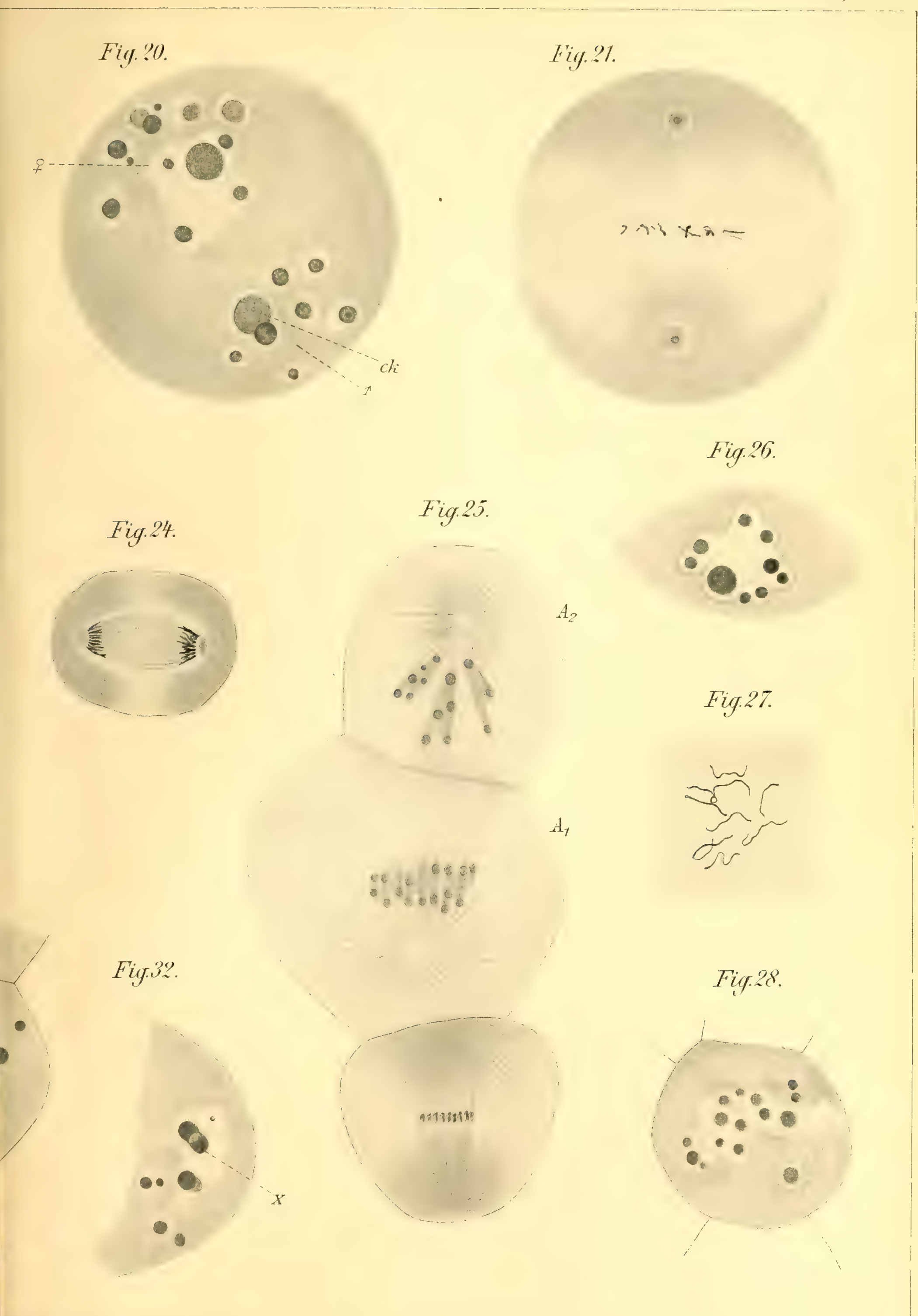
Fig. 14. Fig. 15. Rk Fig. 16. Fig. 17. ck

Wilhelm Engelmann





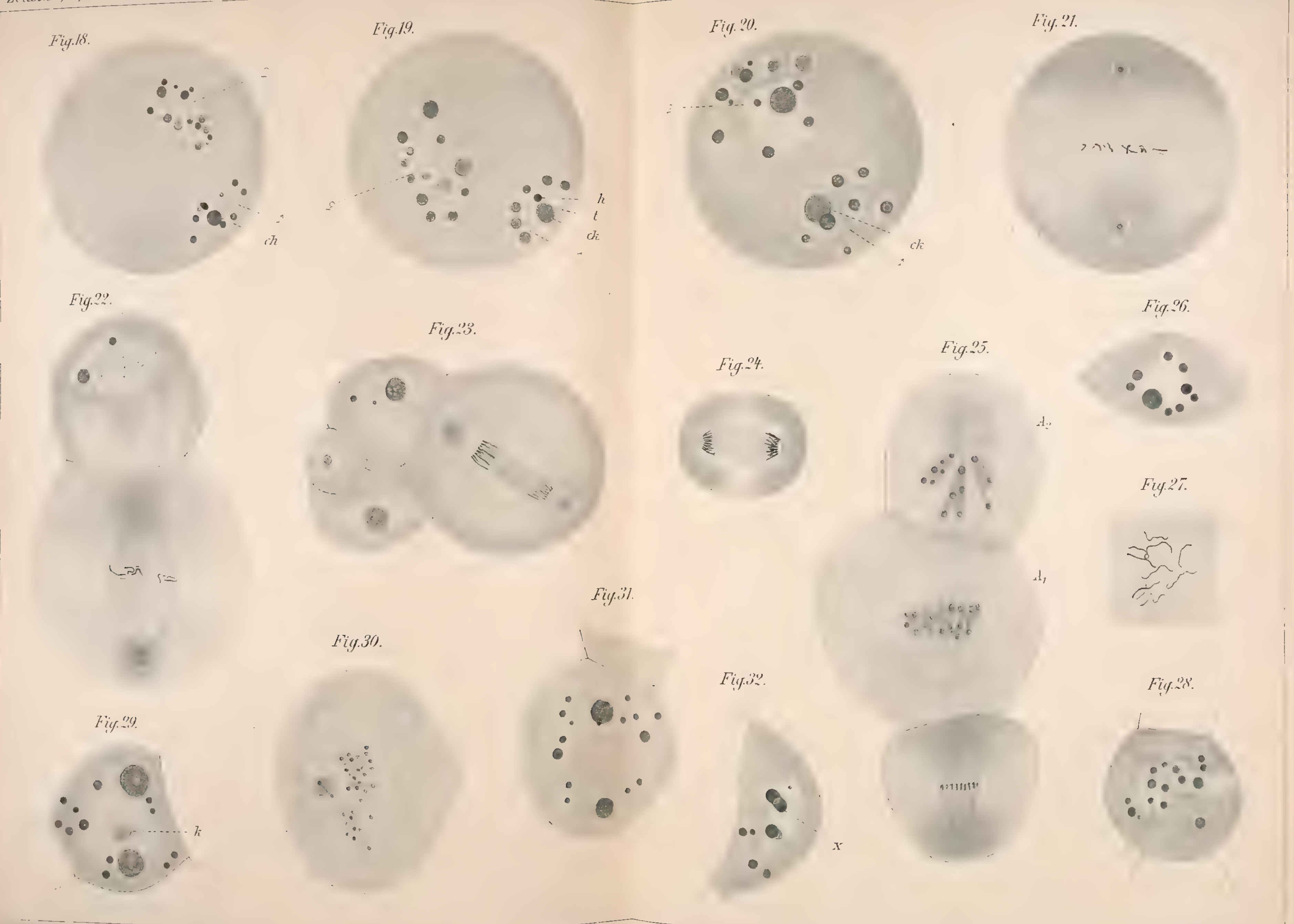

Fig. 18.
♀
♂
ch
Fig. 19.
♀
h
t
ck
♂
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 30.
Fig. 29.
k



elmann in Leipzig.

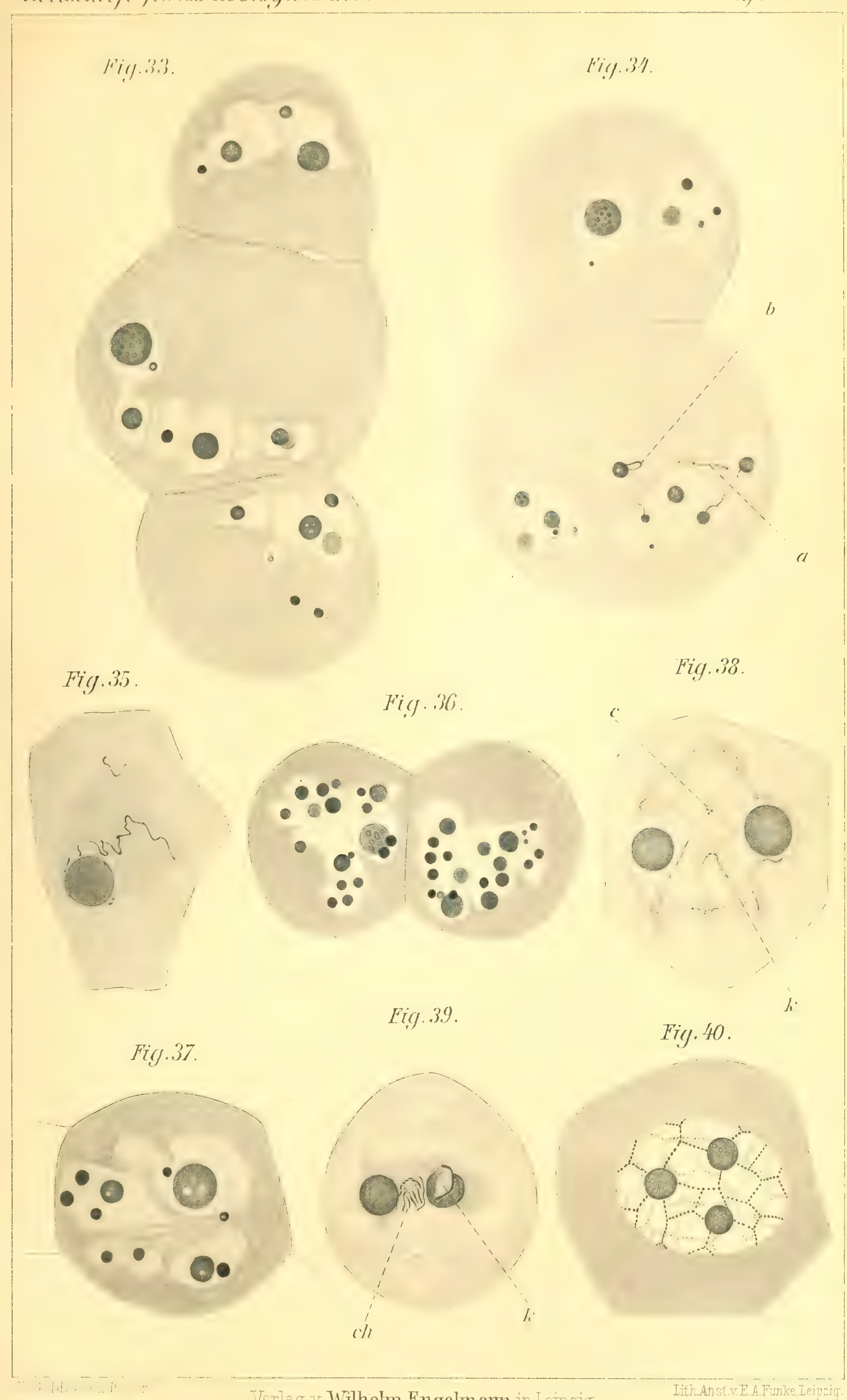
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

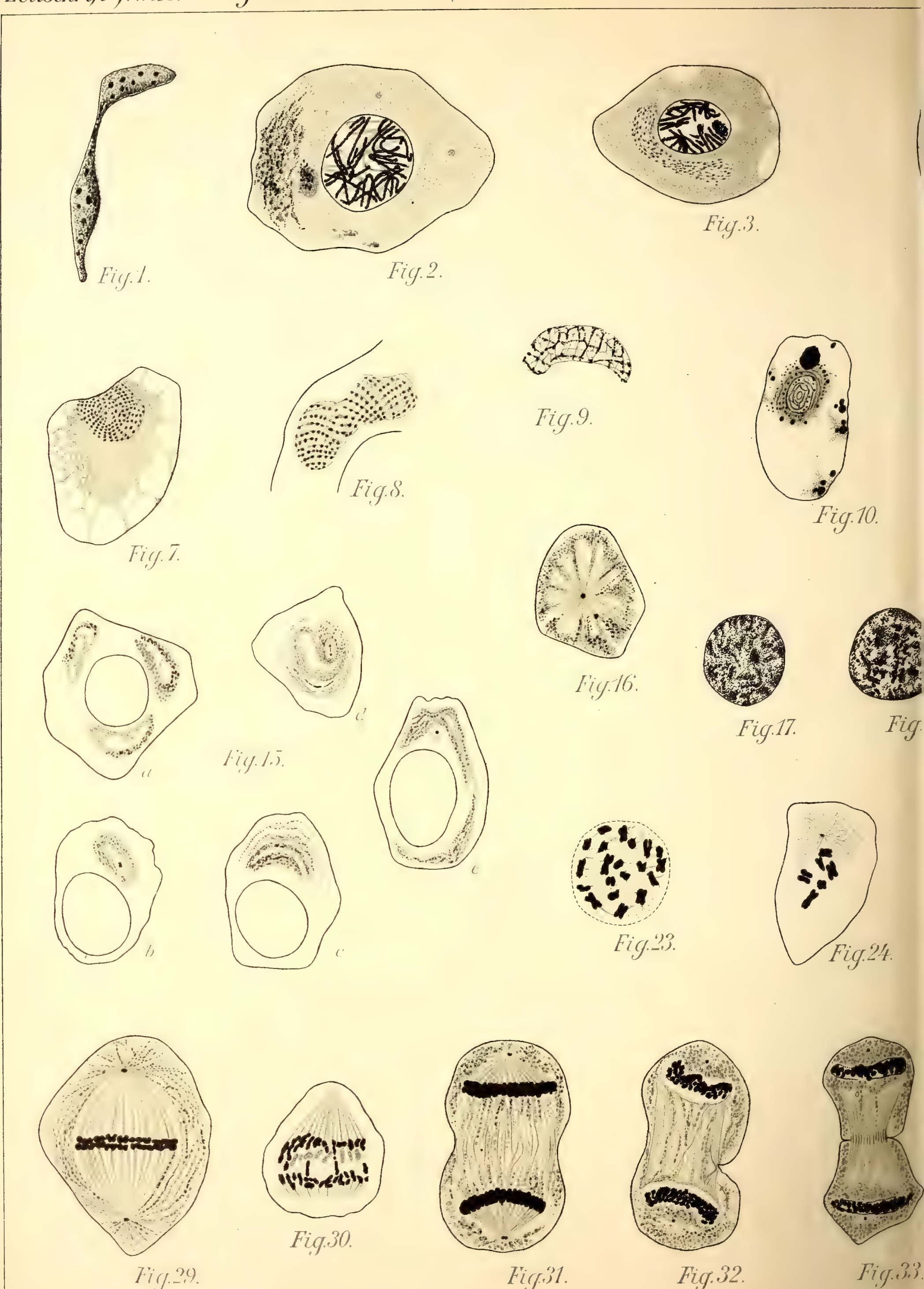




Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

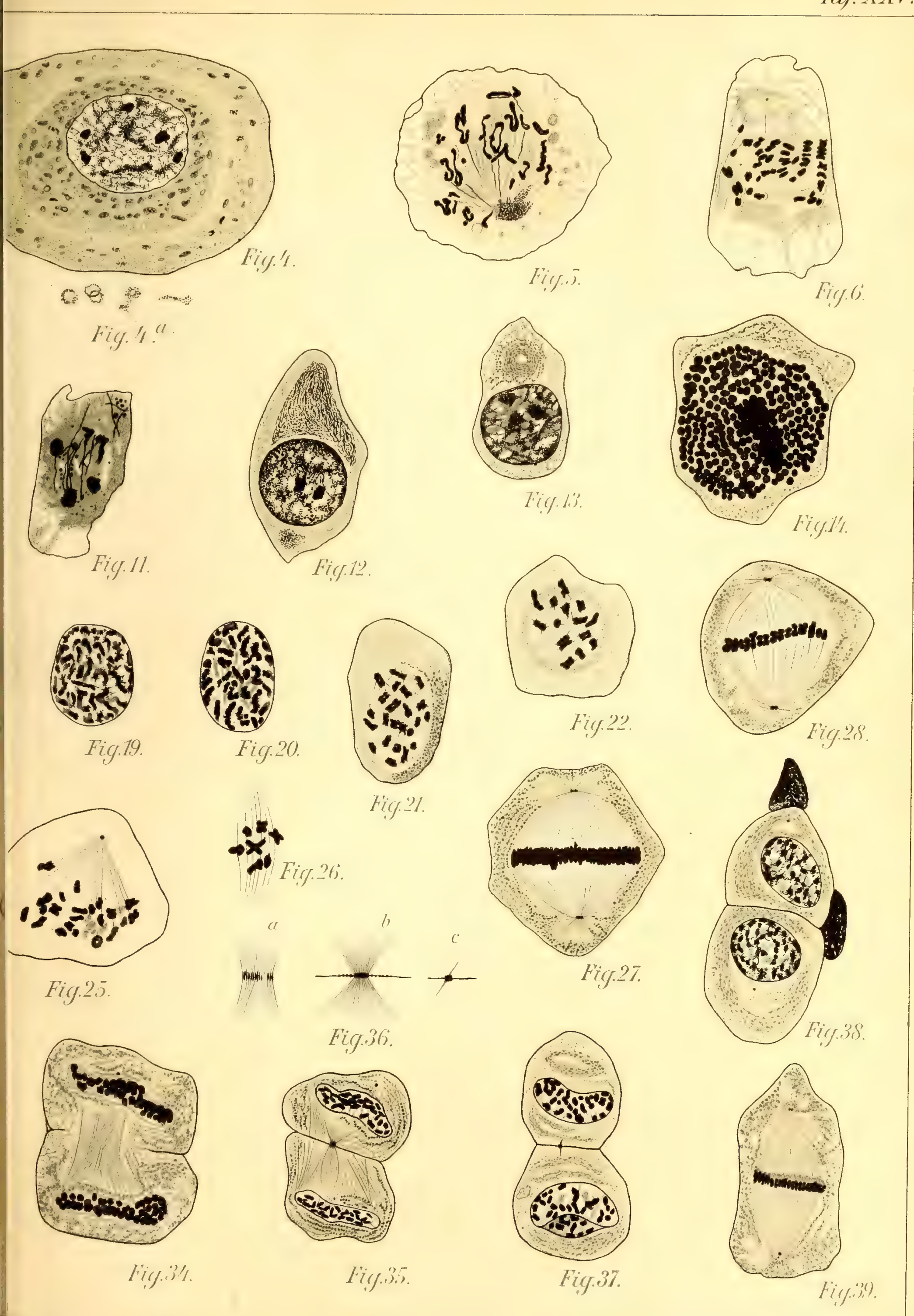






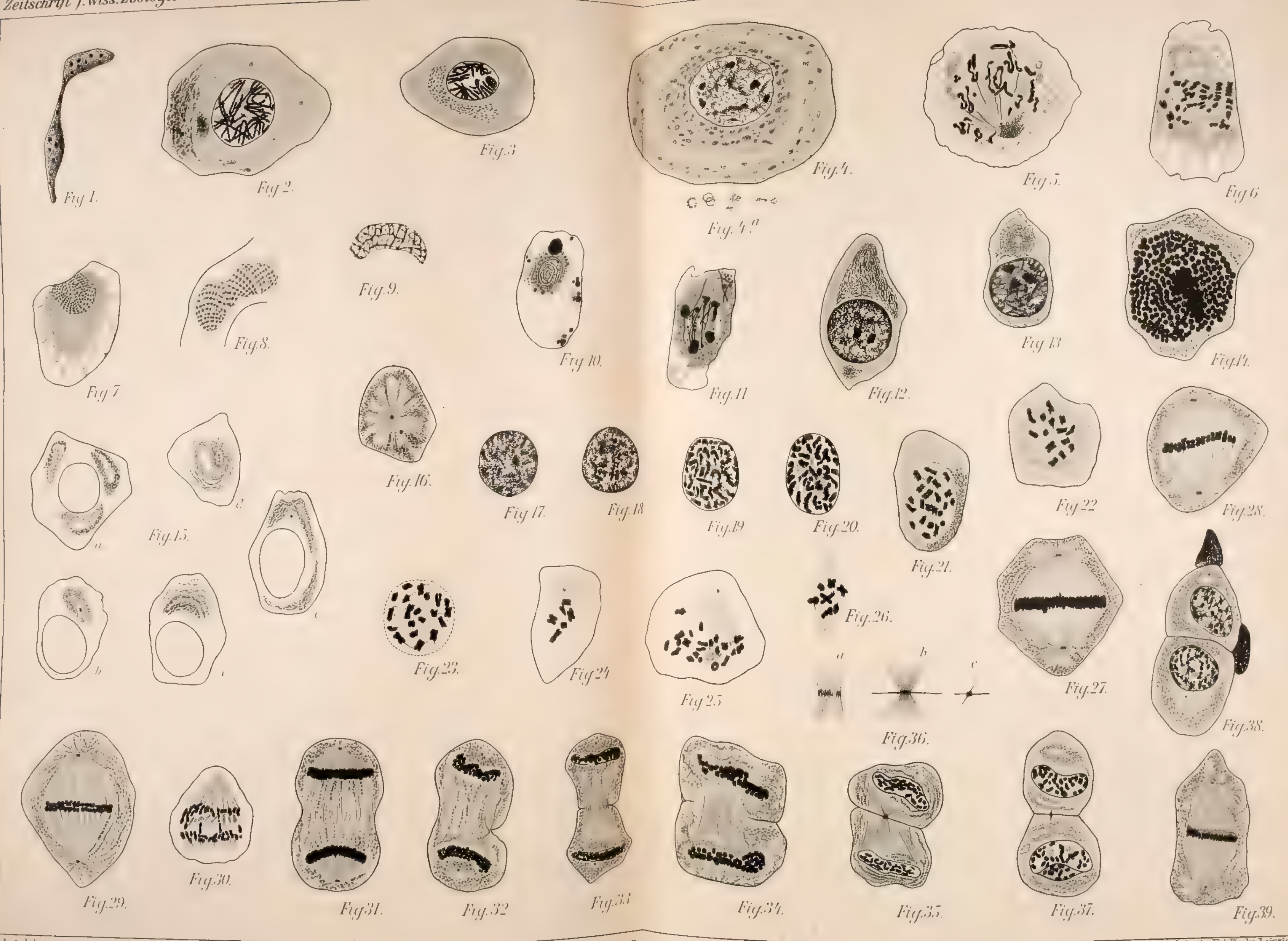
Aut. del.

Verlag v. Wilhelm E



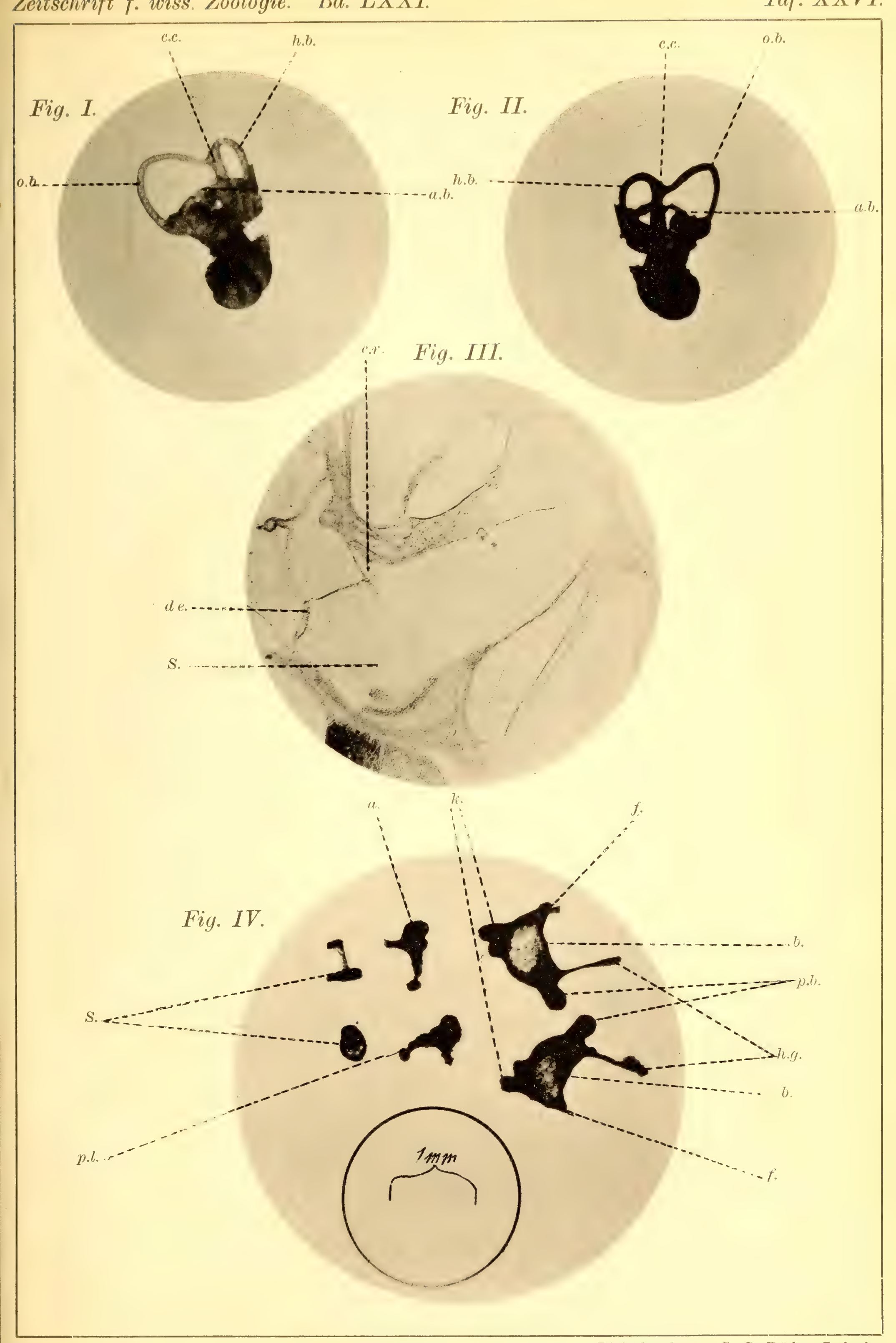
nann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Aut. del.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



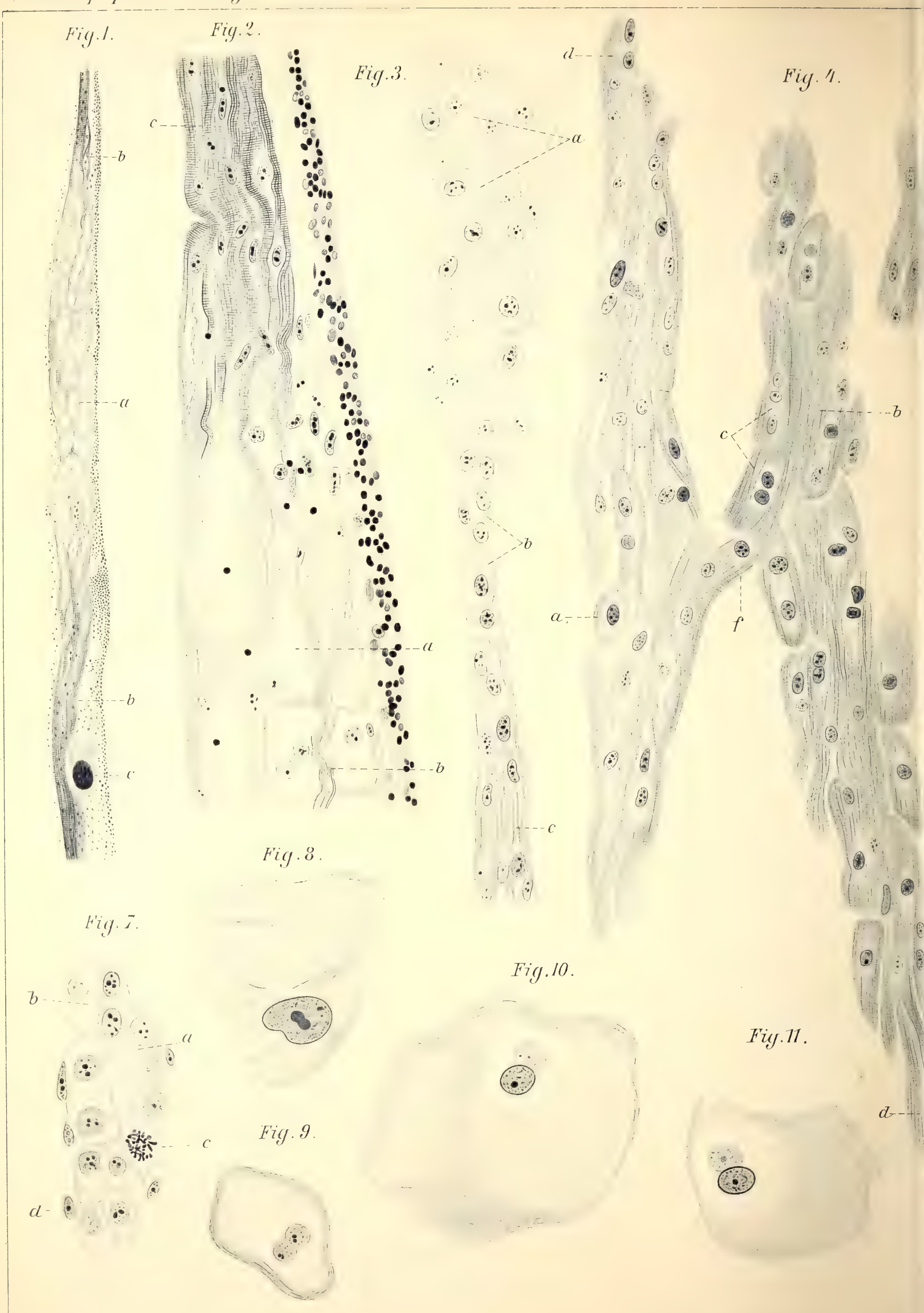


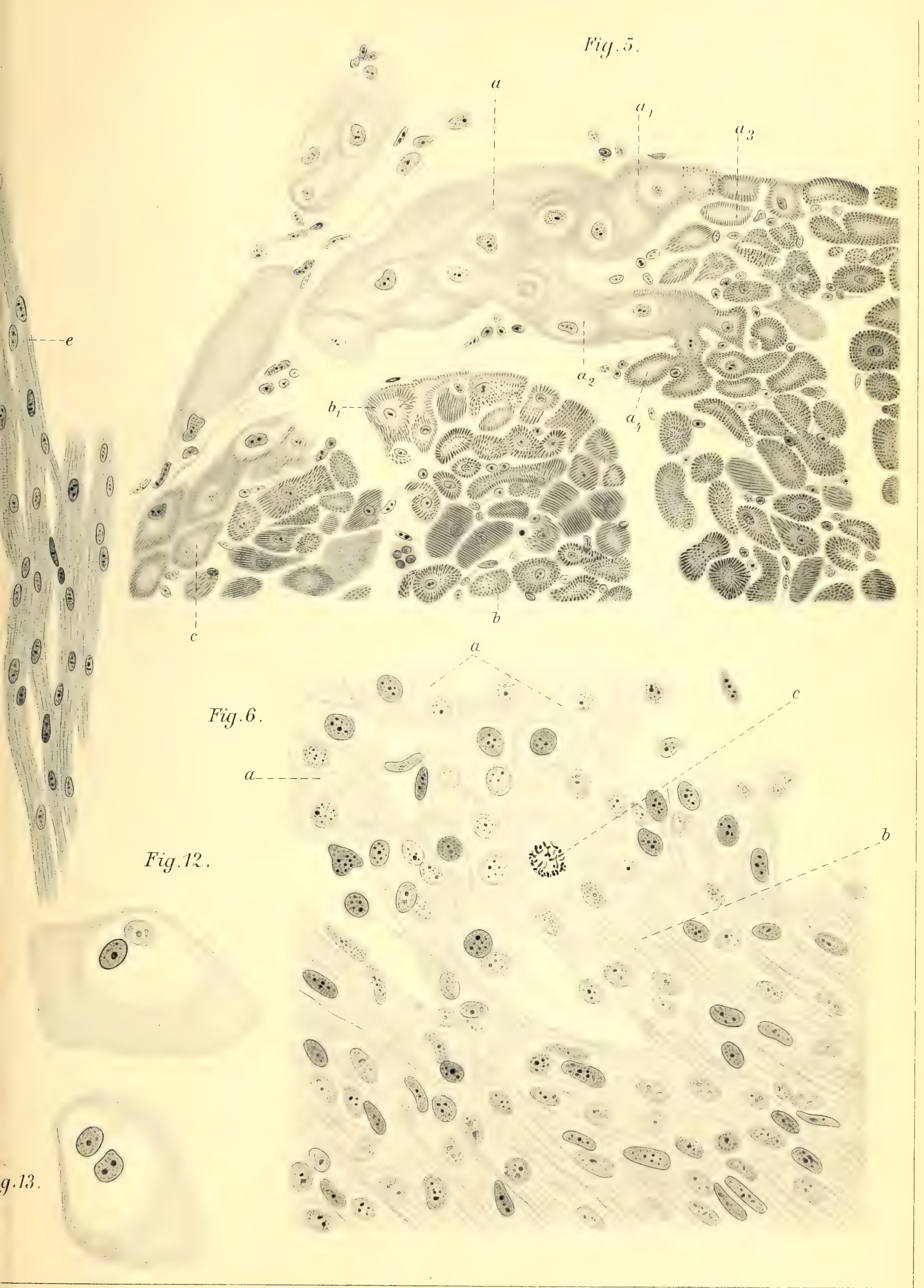
Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

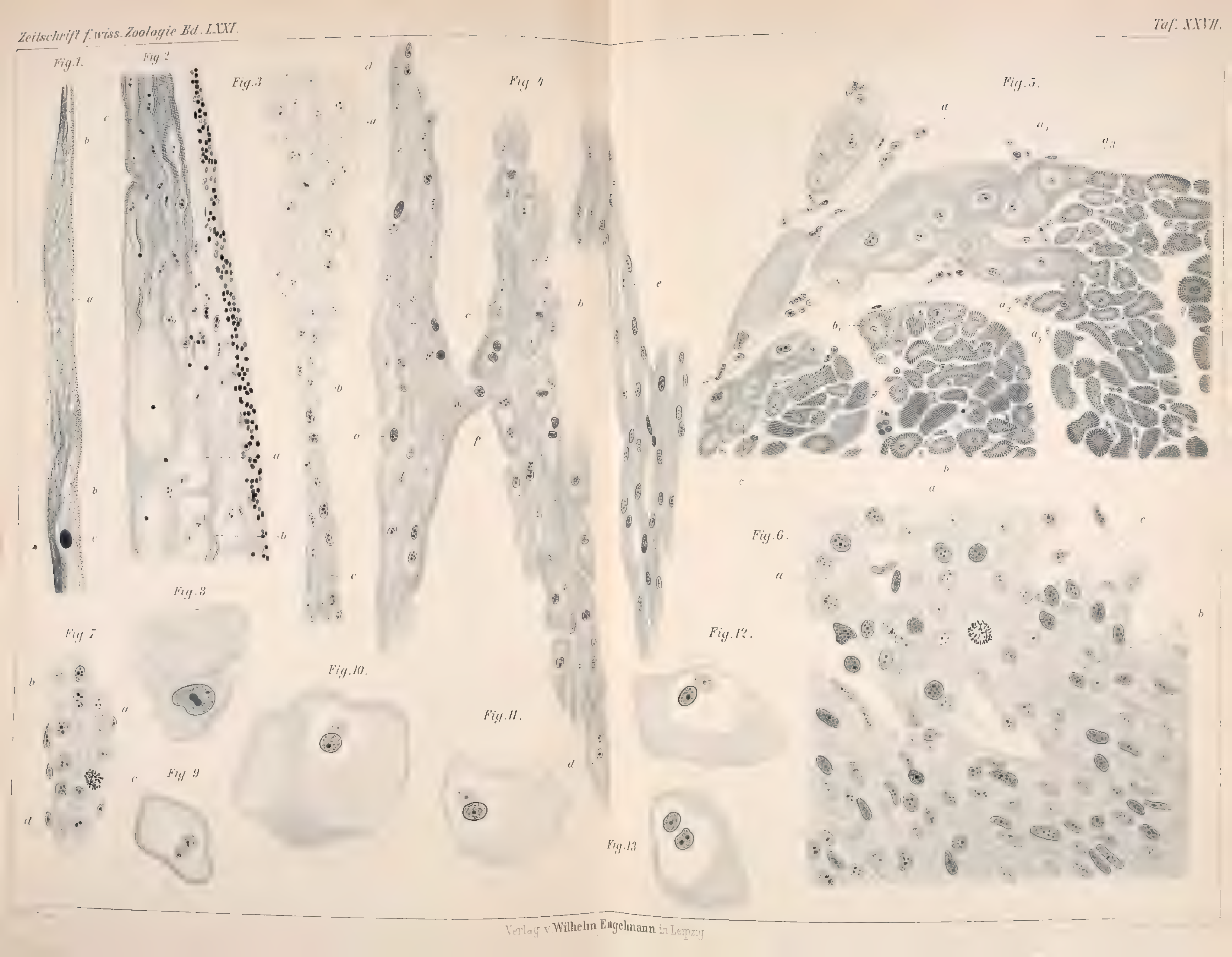





Fig. 1.
b
a
b
c
Fig. 2.
c
a
b
Fig. 3.
a
b
c
d
a
Fig. 4.
c
b
f
d
Fig. 7.
b
a
c
d
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.

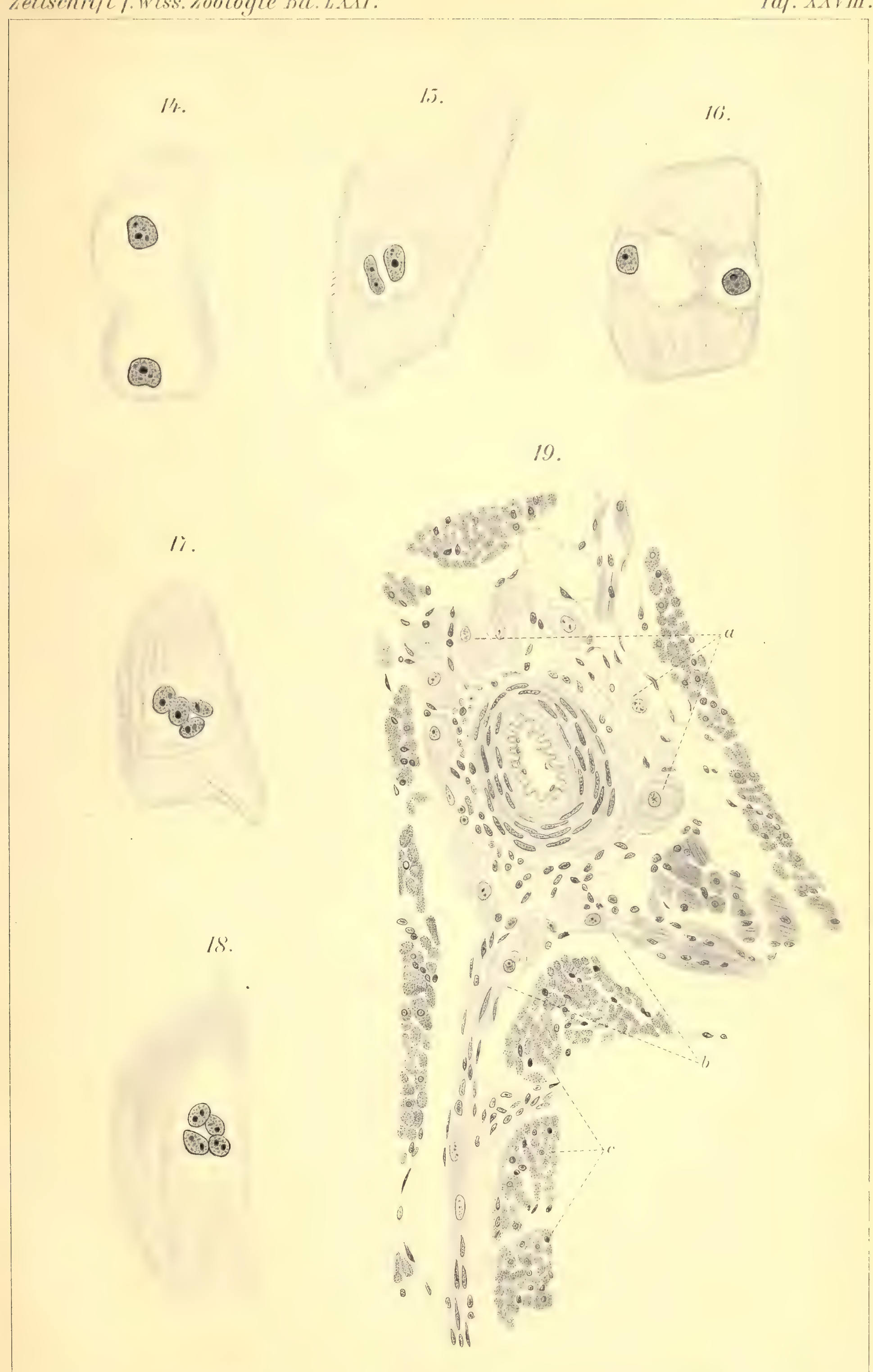

Fig. 5.
a
a_1
a_3
e
a_2
b_1
a_4
c
b
a
c
Fig. 6.
a
b
Fig. 12.
g. 13.





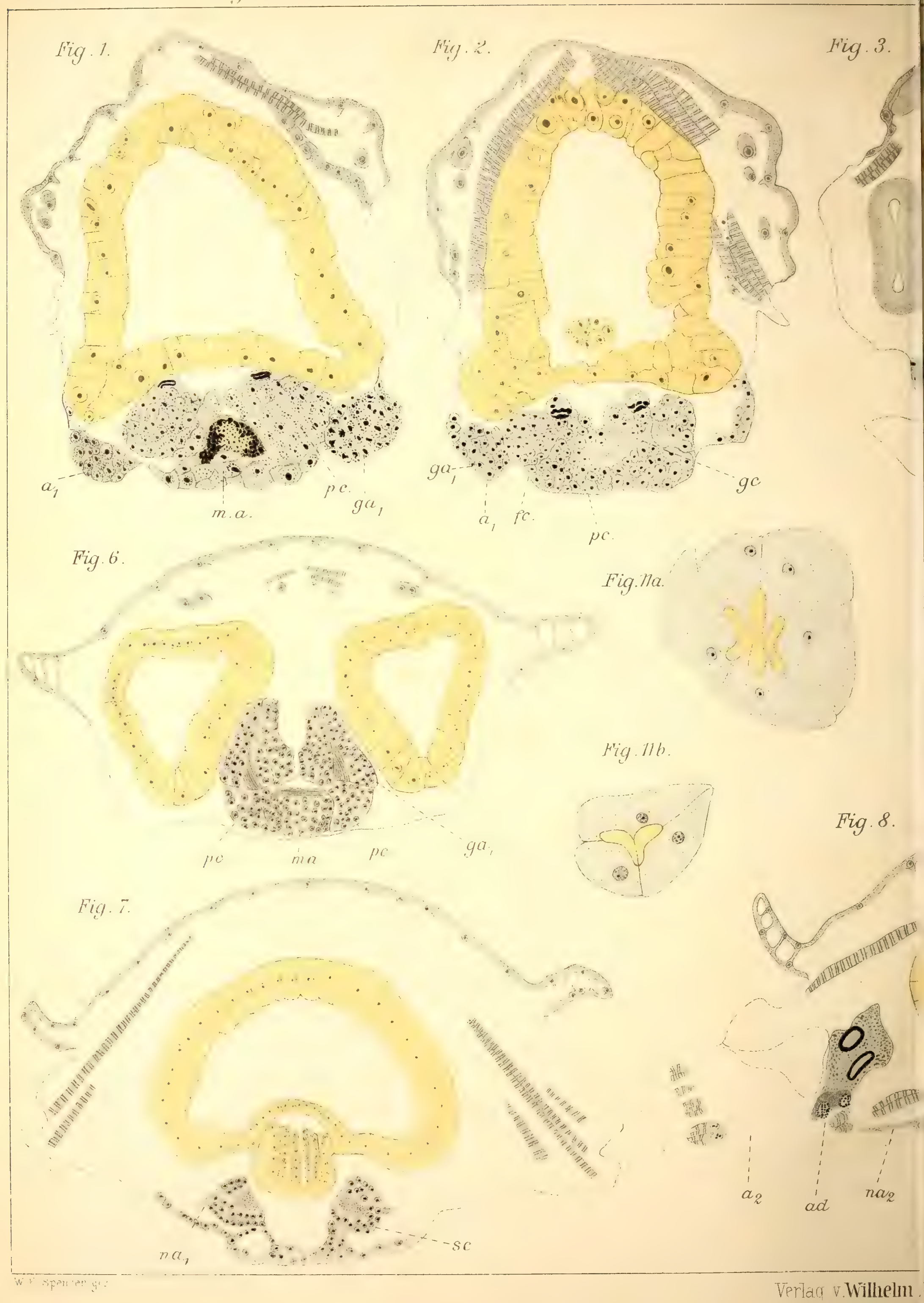
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig



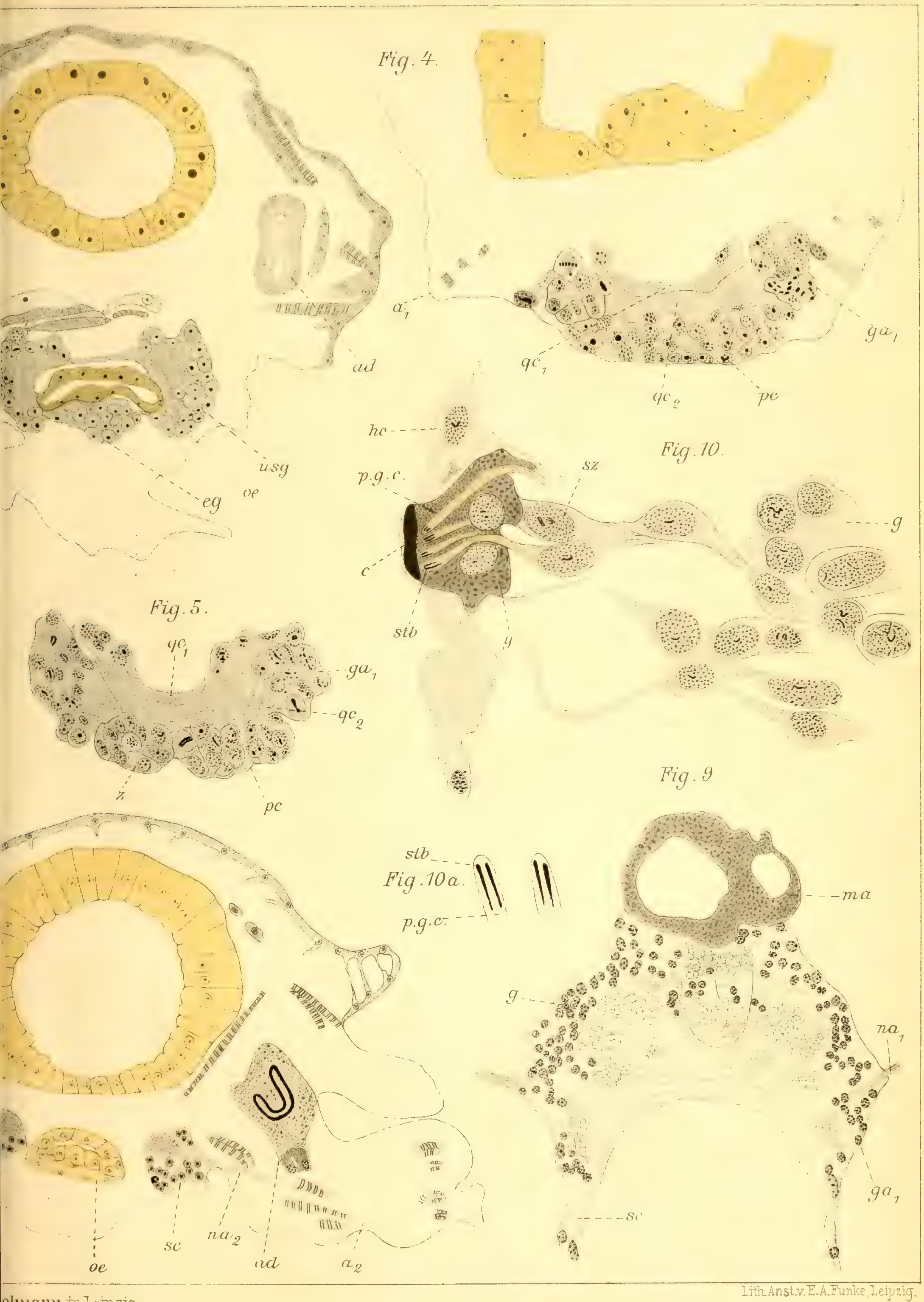

14.
15.
16.
17.
18.
19.
a
b
c







W. F. Spencer gez.



elmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

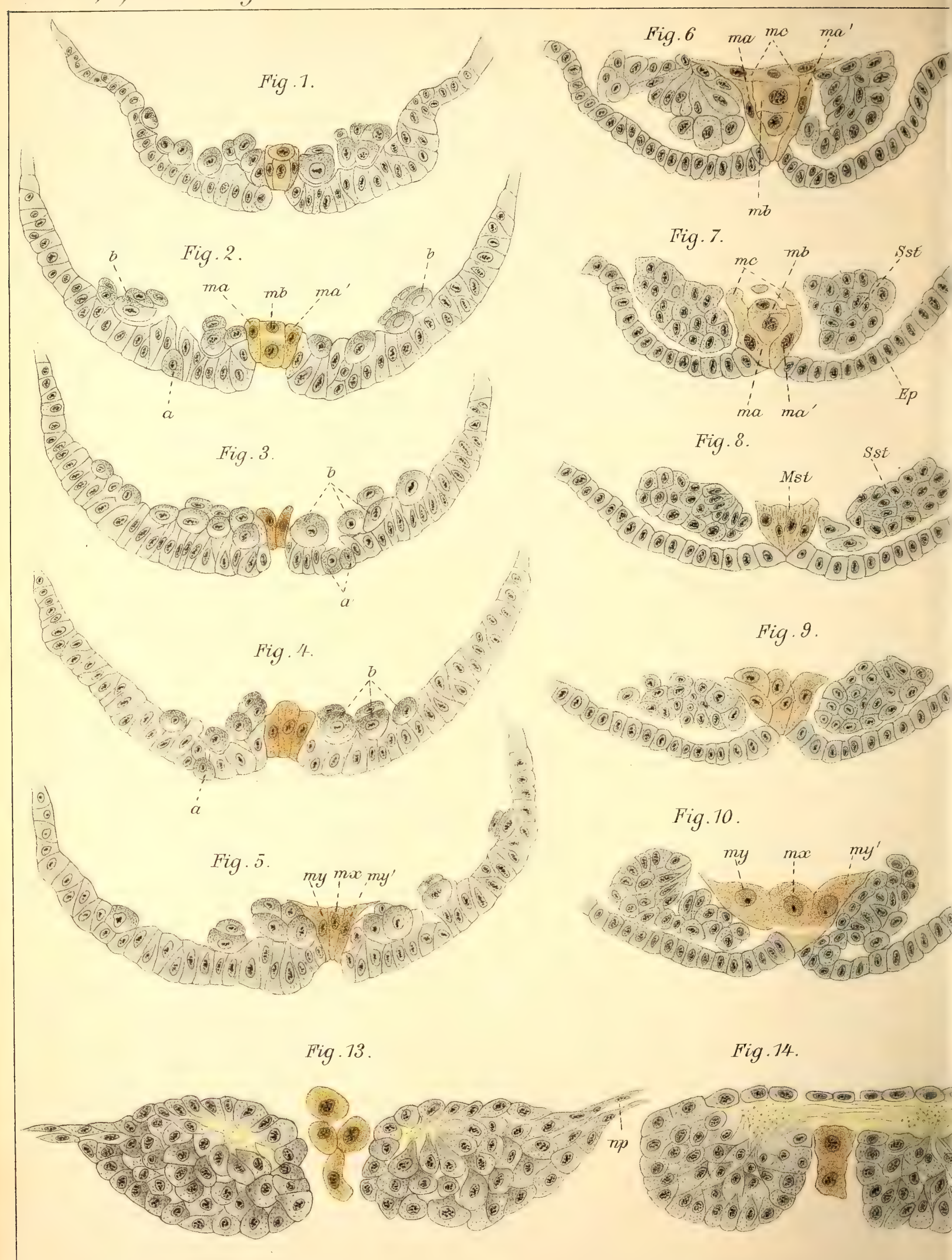




W. K. Spencer gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

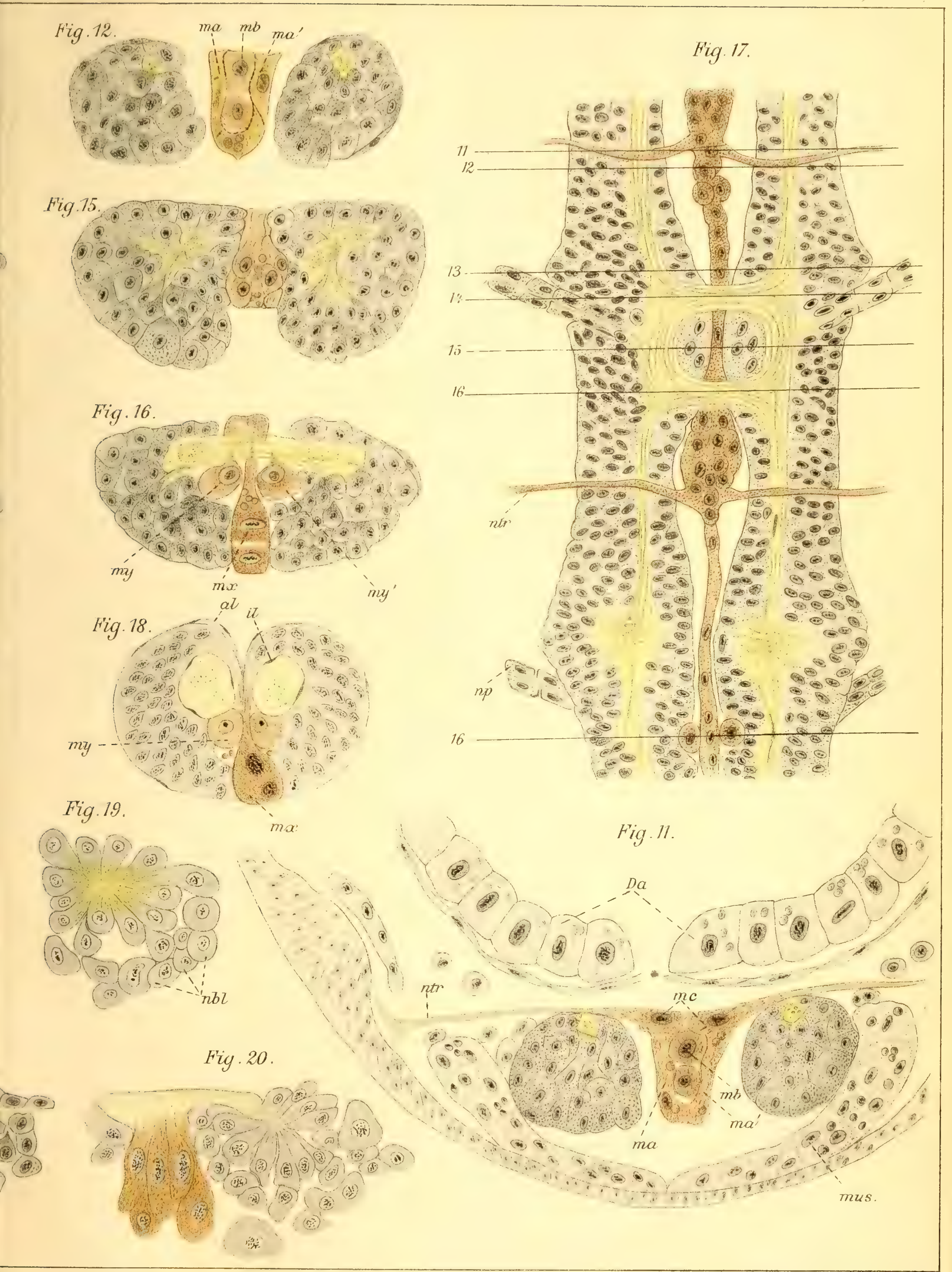






K. Escherich del.

Verlag v. Wilhelm



elmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





K Escherich del

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig






Fig. 1.
1
c
b
a
Fig. 2.
b
c
a
Fig. 3.
a
c
b
Fig. 4.
Fig. 6.
1
b
a
Fig. 7.
b
a
Fig.
d
Fig. 9.
a

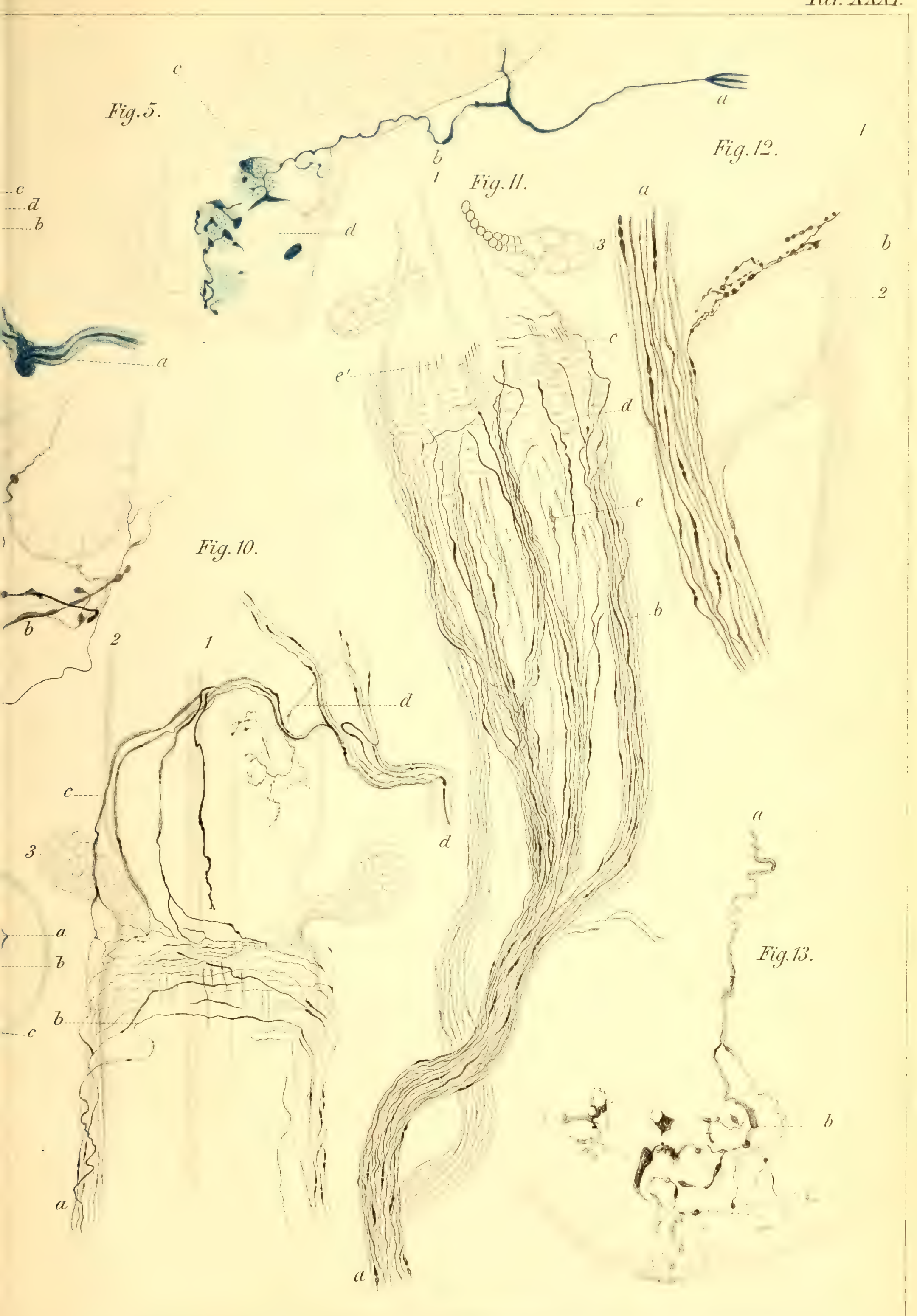

Fig. 5.
c
a
b
1
d
c
d
b
a
Fig. 11.
3
c
e'
d
e
b
a
Fig. 12.
a
1
b
2
Fig. 10.
b
2
1
d
c
d
3
a
b
b
c
a
Fig. 13.
a
b



Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Tretjakoff gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





Tretjakoff gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





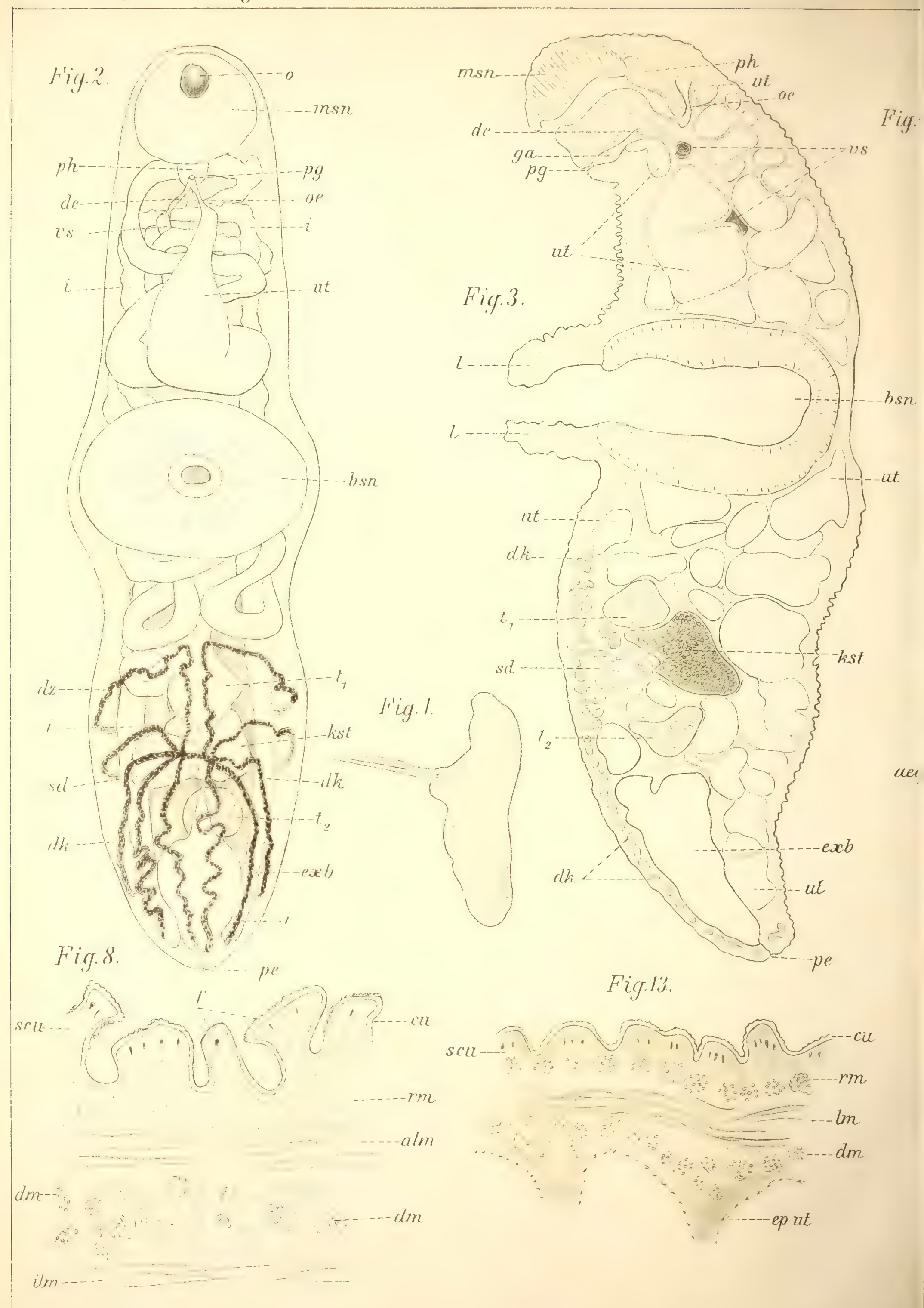
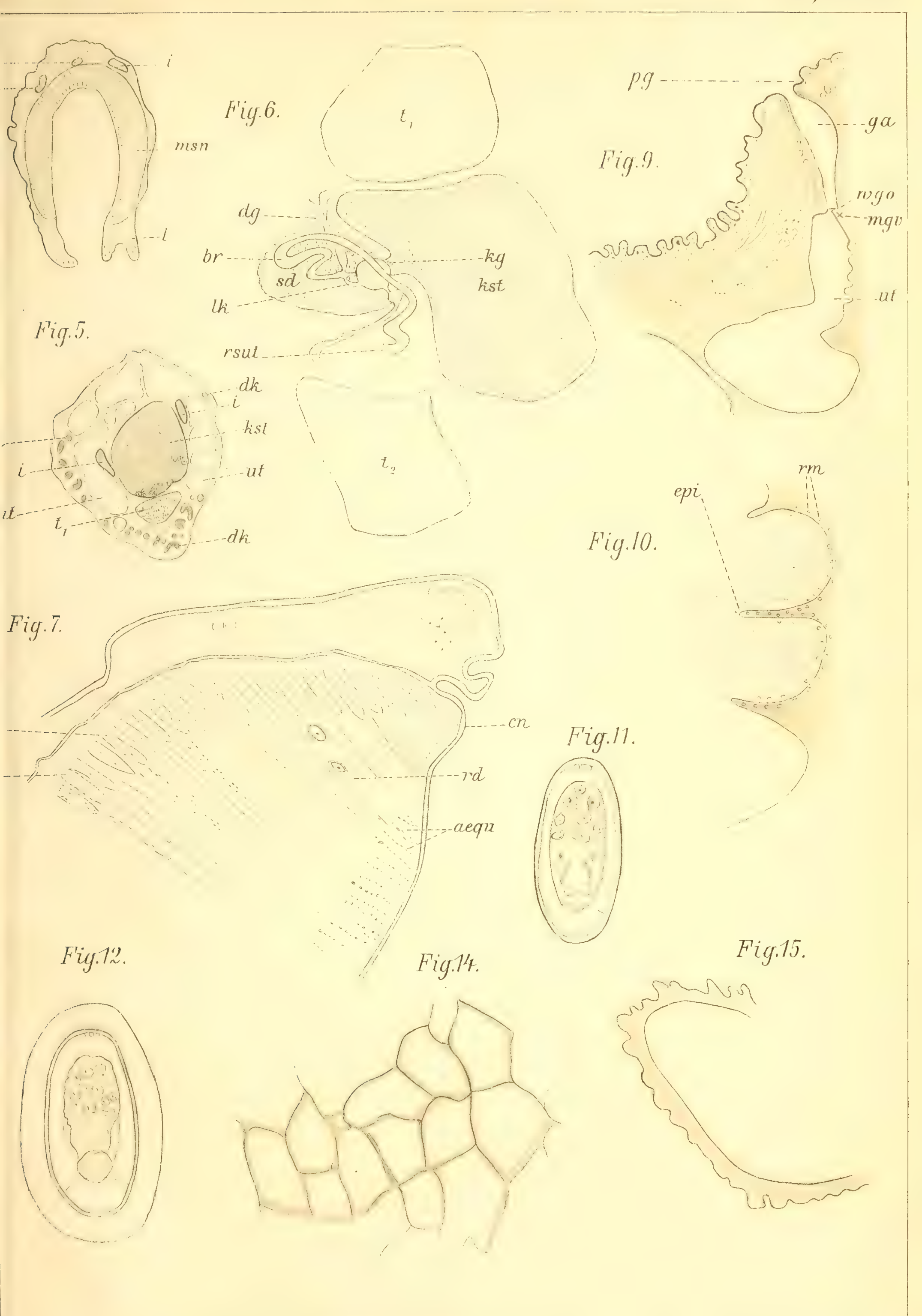


Fig. 2.
o
msn
ph
pg
de
oe
vs
i
ut
bsn
dz
t1
kst
sd
dk
t2
exb
pe
Fig. 1.
Fig. 3.
msn
ph
ut
oe
de
vs
ga
pg
l
bsn
dk
t1
sd
t2
kst
exb
pe
Fig. 8.
scu
cu
rm
alm
dm
ilm
Fig. 13.
scu
cu
rm
lm
dm
ep ut



elmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Fig. 1.

Fig. 2

Fig. 3.

Fig. 4

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7

Fig. 8.

Fig. 9

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

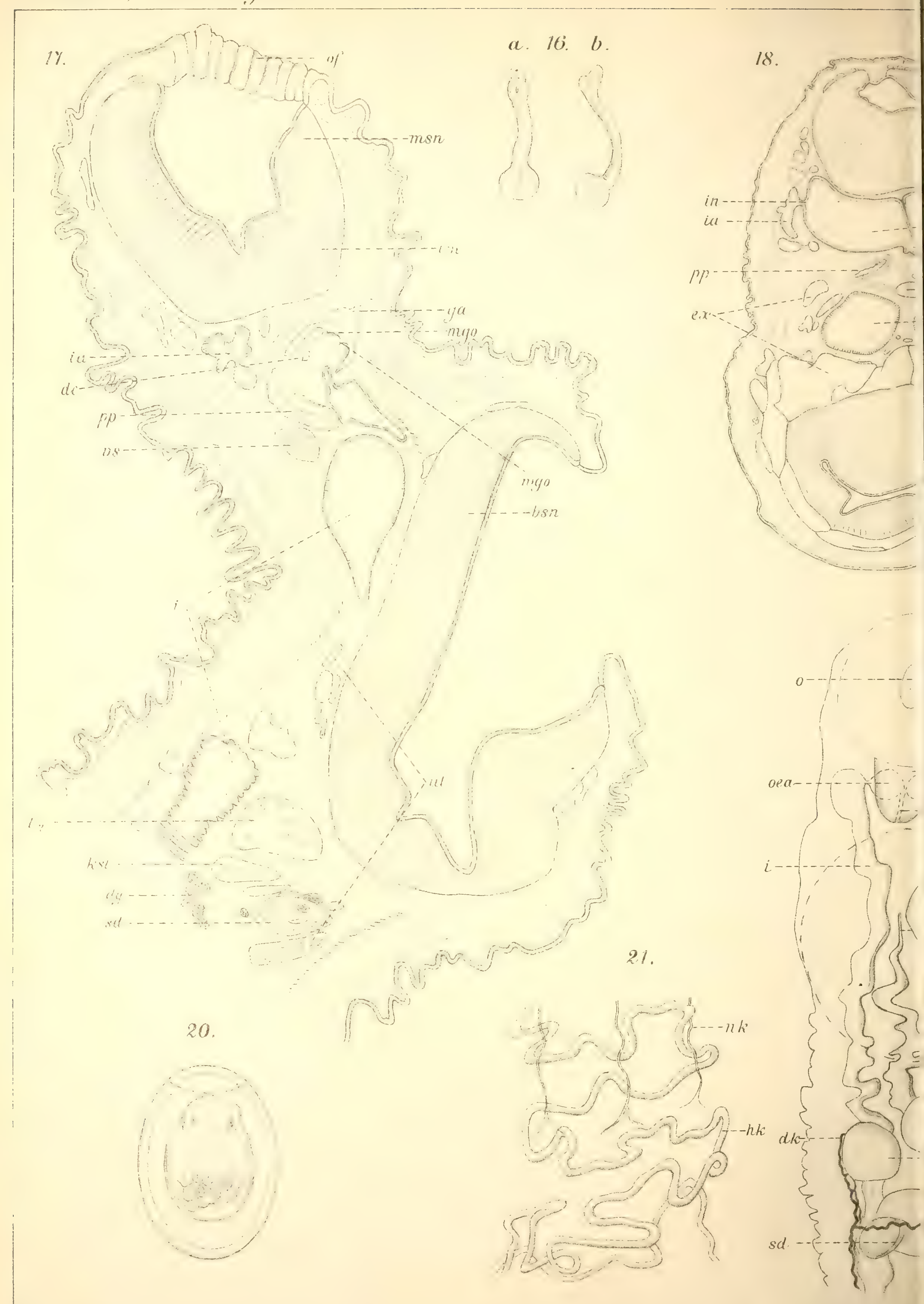
Fig. 14.

Fig. 15.

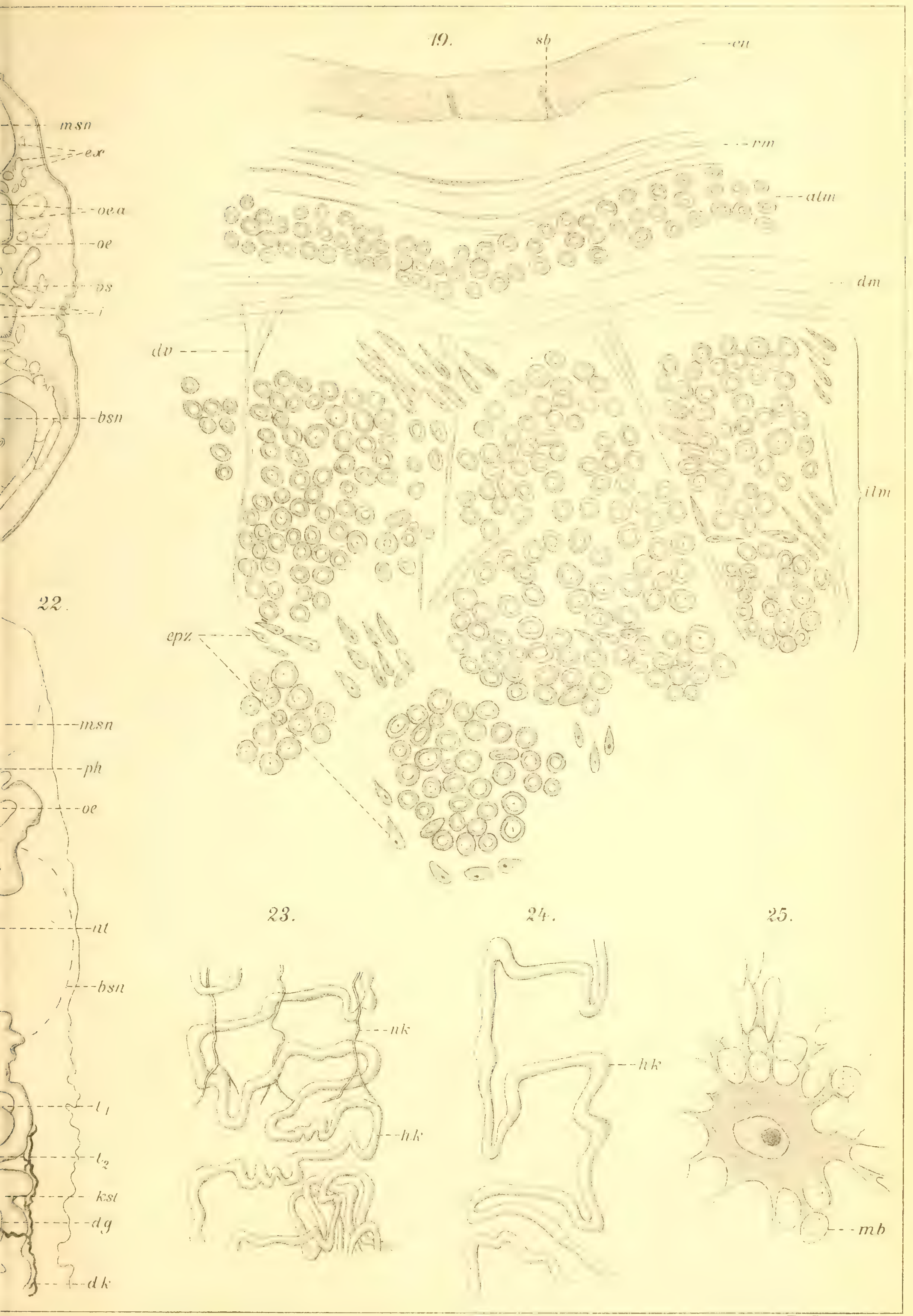
Wilhelm Engelmann







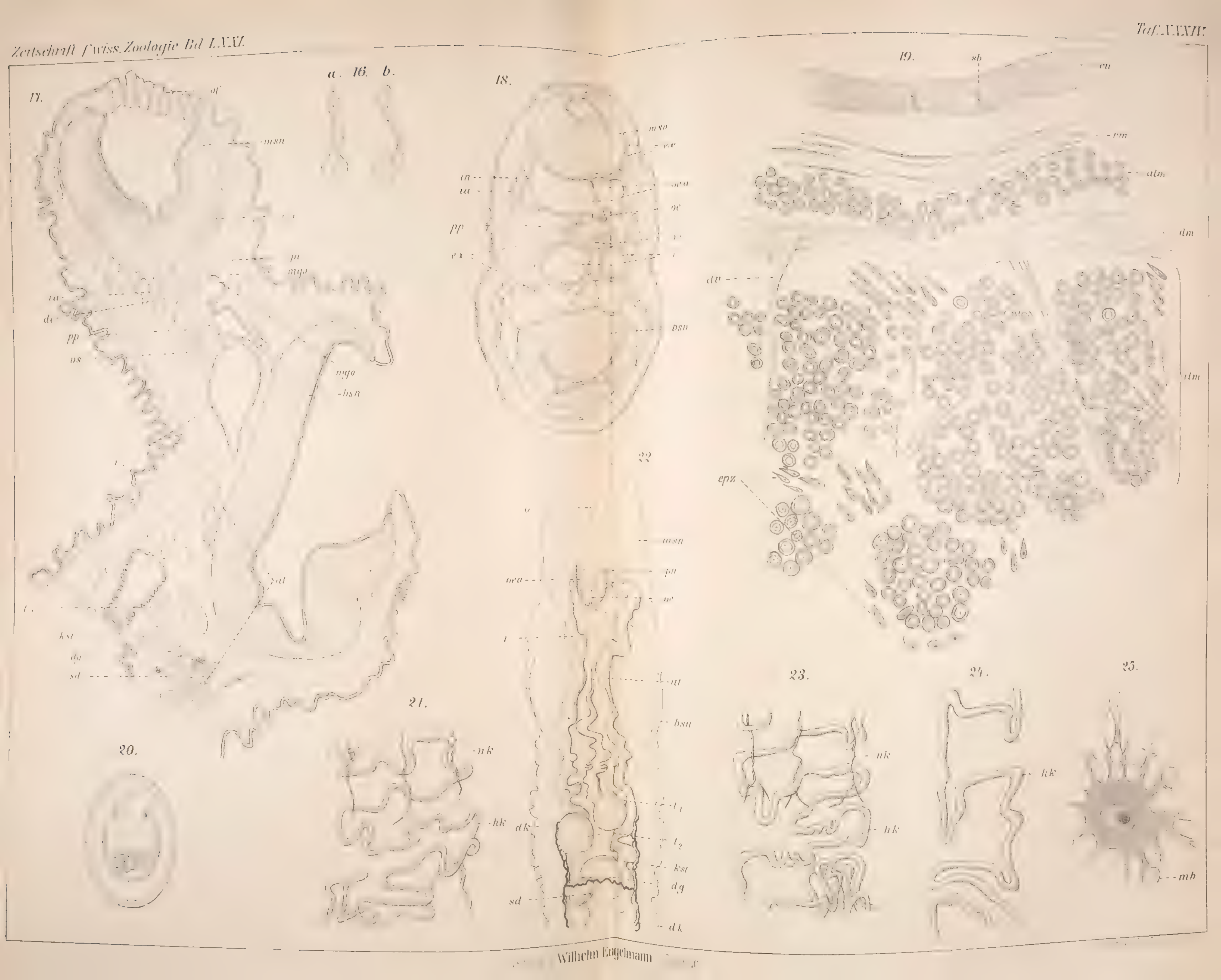
Verlag v. Wilhelm E



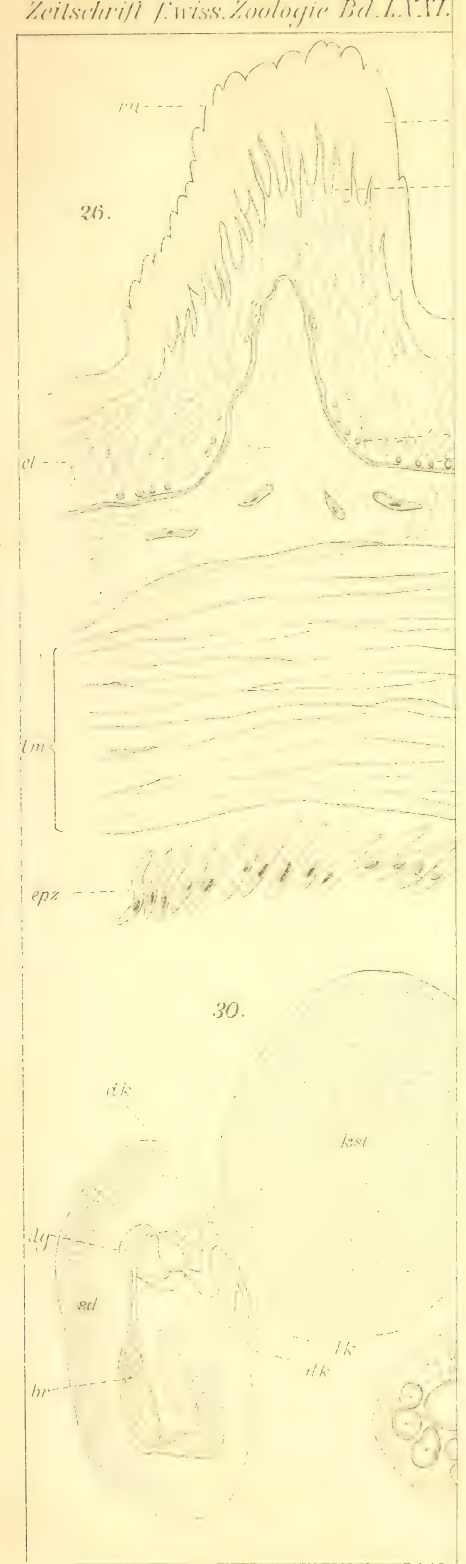
...elmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.








26.
el
lm
epz
30.
dk
kst
dg
sd
lk
dk
br



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig



Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Einundsiebzigster Band

Erstes Heft

Mit 8 Tafeln und 34 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.

Ausgegeben den 14. März 1902.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Einundsiebzigster Band

Zweites Heft

Mit 12 Tafeln und 7 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.

Ausgegeben den 29. März 1902.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Einundsiebzigster Band

Drittes Heft

Mit 9 Tafeln und 19 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.

Ausgegeben den 15. April 1902.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Einundsiebzigster Band

Viertes Heft

Mit 6 Tafeln und 14 Figuren im Text



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.

Ausgegeben den 10. Juni 1902.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**





